

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ



ТОМ 67

6

ИЮНЬ



«НАУКА»

ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

1982

Журнал основан в 1916 г.

Издается 12 раз в год

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

В. И. Василевич, А. Е. Васильев (*зам. главного редактора*), М. М. Голлербах, О. В. Заленский, Т. И. Капралова (*отв. секретарь*), Е. М. Лавренко, Н. А. Миняев, Б. Н. Норин (*зам. главного редактора*), Т. И. Серебрякова, А. К. Скворцов, А. Л. Тахтаджян (*главный редактор*), Х. Х. Трасс, Ан. А. Федоров, С. К. Черепанов (*зам. главного редактора*), М. С. Яковлев, А. А. Яценко-Хмелевский.

EDITORIAL BOARD

S. K. Cherepanov (*Associate Editor*), An. A. Fedorov, M. M. Hollerbach, T. I. Kapralova (*Secretary*), E. M. Lavrenko, N. A. Miniaev, B. N. Norin (*Associate Editor*), T. I. Serebryakova, A. K. Skvortsov, A. L. Takhtajan (*Editor-in-Chief*), H. H. Trass, V. I. Vasilevich, A. E. Vassilyev (*Associate Editor*), M. S. Yakovlev, A. A. Yatsenko-Khmelevsky, O. V. Zalensky.

РЕДАКЦИОННЫЙ СОВЕТ

В. А. Алексеев, Э. Ц. Габриэлян, М. В. Горленко, И. К. Дагис, К. З. Закиров, Н. И. Караева, Л. Я. Курочкина, Л. И. Малышев, Б. Т. Матиенко, Ю. С. Насыров, Г. Ш. Нахуцришвили, Н. Т. Нечаева, Э. Х. Пармасто, В. И. Парфенов, К. М. Сытник, Л. В. Табака, В. Н. Тихомиров, С. С. Харкевич.

EDITORIAL COUNCIL

V. A. Alexeyev, I. K. Dagis, E. Ts. Gabrielian, M. V. Gorlenko, N. I. Karaeva, S. S. Kharkevich, L. Ya. Kurochkina, L. I. Malyshev, B. T. Matienko, G. Sh. Nakhuzrischvili, Yu. S. Nasyrov, N. T. Nechaeva, V. I. Parfenov, E. Kh. Parmasto, K. M. Sytnik, L. V. Tabaka, V. N. Tikhomirov, K. Z. Zakirov.

Зав. редакцией М. П. Тулина. Технический редактор Г. А. Смирнова
Корректоры Л. М. Егорова и Т. А. Румянцева

Сдано в набор 11.03.82. Подписано к печати 25.05.82. М-26487. Формат бумаги 70×108¹/₁₆.
Бумага № 2. Гарнитура обыкновенная. Печать высокая. Печ. л. 10+4 вкл. (0,5 печ. л.).
Усл. печ. л. 14.70. Усл. кр.-отг. 15.23. Уч.-изд. л. 18.23. Тир. 2274. Тип. зак. 1222.

Издательство «Наука», Ленинградское отделение
199164, Ленинград, В-164, Менделеевская линия, 1
«Ботанический журнал», тел. 218-36-12

Ордена Трудового Красного Знамени Первая типография издательства «Наука»
199034, Ленинград, В-34, 9 линия, 12

УДК 581.9 : 58.006 (470.324)

Н. Н. Цвелев, Е. С. Нескрябина, Е. В. Печенюк

НЕКОТОРЫЕ ИТОГИ ФЛОРИСТИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ
В ХОПЕРСКОМ ГОСУДАРСТВЕННОМ ЗАПОВЕДНИКЕN. N. TSVELEV, E. S. NESKRYABINA, E. V. PECHENYUK. SOME RESULTS
OF THE FLORISTIC STUDIES IN THE KHOPERSK STATE RESERVATION

Хоперский государственный заповедник — весьма ценный резерват дикорастущей флоры лесостепной полосы европейской части СССР у ее юго-восточной границы. Об этом свидетельствует его значительное флористическое богатство: в результате инвентаризации флоры заповедника на его территории (162 км²) выявлено 1019 видов сосудистых растений, а в его ближайших окрестностях — еще 62 вида. Впервые для заповедника отмечаются 243 вида, из которых 22 — впервые для Воронежской обл. Предлагается присоединить к заповеднику наиболее интересные во флористическом отношении участки его окрестностей: так называемый Богдановский лес, сфагновые болота Дерюжкино и Малый Ильменек, а также вершины двух оврагов со степной растительностью у северо-западной границы заповедника.

В настоящее время все более быстрыми темпами идет изменение природы под воздействием хозяйственной деятельности человека. Единственная возможность сохранить ныне существующие виды растений и животных — создание сети заповедных территорий. Очень важно знать, что уже находится под охраной в существующих заповедниках и какие виды еще нуждаются в охране. Для этого необходима полная и точная инвентаризация видов растений и животных, обитающих на территории заповедников. Такая инвентаризация нужна и для того, чтобы иметь возможность вести наблюдения за динамикой обитающих в заповедниках видов, особенно редких и находящихся здесь у границы своего естественного ареала. Всестороннее изучение заповедников позволяет в дальнейшем сопоставлять их флору и растительность с флорой и растительностью близлежащих территорий, в той или иной степени подвергающихся антропогенным воздействиям.

Хоперский государственный заповедник (см. рисунок) находится в северо-восточной части Воронежской обл. на территории 3 районов: Новохоперского, Грибановского и Поворинского, занимая общую площадь в 162 км². С юго-запада на северо-восток вдоль р. Хопер он тянется почти на 30 км, достигая наибольшей ширины (14 км) в своей северной части, где в Хопер впадают небольшие притоки: левый — Калмычок и правый — Карачан, а наименьшей ширины (2 км) — в средней части. Согласно широко распространенной схеме ботанико-географического районирования европейской части СССР (Исаченко, Лавренко, 1980, рис. 4), Хоперский заповедник расположен на границе между Среднерусской (Верхнедонской) подпровинцией Восточноевропейской лесостепной провинции и Среднедонской подпровинцией Причерноморской (Понтической) степной провинции, но по характеру растительности более близок к первой из этих подпровинций. По Н. С. Камышеву и К. Ф. Хмелеву (1976 : 113, рис. 13), вся территория заповедника входит в Воронежский округ дубрав, лесостепного комплекса и дерновинно-разнотравных степей. Для этого округа характерно сочетание сельскохозяйственных угодий, островных лесов, песчаных степей на надлуговых террасах и остатков разнотравно-типчаковых степей на водоразделах. Однако территория заповедника в основном занята лесами: лиственными — на высоком правобережье р. Хопер и в ее пойме и сосновыми — на песчаной



Схема Хоперского государственного заповедника (в правом нижнем углу — железная дорога Таловая—Поворино и граница между Воронежской и Волгоградской областями).

Наиболее интересные во флористическом отношении участки: 1 — остепненная поляна, Лысая гора, 2 — гора Осиянь, 3 — лугово-степной овраг и обрывистый склон коренного берега р. Хопер, 4 — степной овраг близ квартала 77 заповедника, 5 — лугово-степные склоны коренного берега близ впадения р. Карачан в р. Хопер (с солончаком), 6 — дубравы по правому берегу р. Калмычок между кордонами Юрмище и Ключковский, 7 — остепненные поляны и ольшатник близ кордона Бережина, 8 — урочище Долгие Пап, 9 — урочище Отрог, 10 — урочище Серебрянка, 11 — болото Дерюжино, 12 — Богдановский лес, 13 — болото Малый Ильменек, 14 — оз. Большой Ильмень.

Граница заповедника показана штриховой линией.

надлуговой террасе, причем последние представлены посадками разного возраста на месте бывшей здесь прежде песчаной степи.

Хотя Хоперский заповедник был создан главным образом для разведения и охраны таких ценных пушных зверей, как бобр и выхухоль, уже со времени его организации в 1935 г. в нем начали проводиться и флористические исследования. Первый список флоры заповедника, включавший 598 видов, был опубликован С. А. Красовской уже в 1940 г. (Красовская, 1940). В годы войны геоботанические и флористические исследования в заповеднике проводила В. Д. Александрова, составившая, в частности, крупномасштабную карту растительности заповедника, имеющую очень большую ценность, но, к сожалению, оставшуюся неопубликованной. В послевоенные годы флору заповедника изучала группа воронежских ботаников под руководством С. И. Машкина, опубликовавшего (Машкин, 1949, 1959) дополнения к списку Красовской, в которых были учтены и данные некоторых других ботаников, работавших в заповеднике, в том числе флористические находки В. Д. Александровой. Позднее дополнения к флоре заповедника были опубликованы еще Т. Б. Протоклитовой (1961), Н. С. Мельниковой и Т. Б. Протоклитовой (1976) и А. В. Чумаковой (1976).

Все эти авторы отметили для заповедника, а отчасти и его окрестностей 839 видов сосудистых растений. Однако просмотр хранящегося в заповеднике гербарного материала показал, что 34 вида, в том числе такие, как *Nymphaea tetragona* Georgi, *Nymphoides peltata* (S. G. Gmel.) O. Kuntze, *Radiola linoides* Roth, *Asparagus verticillatus* L., *Atriplex cana* C. A. Mey., *Cirsium heterophyllum* (L.) Hill, *Lepidium perfoliatum* L., *Stellaria nemorum* L. и другие, указывались для заповедника по ошибке. Мы проводили инвентаризацию флоры заповедника главным образом в 1979 и 1980 гг., когда в нем работала экспедиция Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР. Авторы статьи — сотрудники заповедника — собирали гербарный материал на его территории и раньше: Е. С. Нескрябина — по лесным, луговым и степным видам, а Е. В. Печенюк — главным образом по водным и болотным растениям. В результате наших исследований, охвативших всю территорию заповедника, выяснилось, что его флору, включая интродуцированные и адвентивные растения, составляют 1019 видов из 452 родов и 105 семейств. Впервые для заповедника обнаружено 213 видов, а в его окрестностях — еще 62 вида, из которых многие характерны для средне- и южнотаежных лесов и болот. Из ранее указывавшихся для заповедника видов, не считая вышеупомянутых 34, мы не смогли найти 23. Среди последних несколько видов, гербарные экземпляры которых нам не удалось увидеть (например, *Geranium palustre* L., *Medicago minima* L. и др.), возможно, приводились для заповедника по ошибке, а такие редко встречающиеся виды, как *Orchis militaris* L. и *Botrychium lunaria* (L.) Sw., были найдены в заповеднике только в одном месте (Мельникова, Протоклитова, 1976) и в настоящее время, видимо, здесь уже не встречаются.

Из представленных во флоре заповедника семейств наиболее богатым видами оказалось семейство сложноцветных — 127 видов, затем идут злаки — 106,

крестоцветные, бобовые и осоковые — по 53, розоцветные — 45, губоцветные — 43, норичниковые — 42, гвоздичные — 41, зонтичные — 39 видов. Такой «спектр» семейств вообще характерен для европейской лесостепи, в частности для Воронежской обл. в целом (Камышев, Хмелев, 1976 : 14), где только осоковые отступают на седьмое место по числу видов.

Нельзя не отметить значительное флористическое богатство Хоперского заповедника, не уступающего в этом отношении многим соответствующим ему по площади участкам горных районов Кавказа и Средней Азии. Воронежская обл. в целом также очень богата видами покрытосемянных растений, которых насчитывается здесь 1922 (Камышев, Хмелев, 1976), что объясняется широким проникновением на ее территорию как многих лесных (в том числе и таежных) видов с северо-запада и с северо-востока, так и многих степных и даже полупустынных видов с юга и юго-востока. Флора лесостепной полосы европейской части СССР вообще значительно богаче флоры лесной полосы, о чем можно судить, например, сравнивая флору Хоперского заповедника с также хорошо изученной флорой Центрально-лесного государственного заповедника в Калининской обл. (Миняев, Конечная, 1976); при площади 213.48 км² для него приводятся только 546 видов. Напомним, что в Хоперском заповеднике на площади в 162 км² встречаются 1019 видов. Эти данные вполне сопоставимы, так как в обоих случаях виды приводятся в их наименьшем объеме (подвидам придается ранг самостоятельных видов), что, на наш взгляд, более удобно при анализе флор небольших территорий.

Мы не будем приводить здесь полностью список видов, впервые отмеченных нами для заповедника и его ближайших окрестностей,¹ так как он занял бы слишком много места, а кроме того, многие из входящих в него видов, например *Secale sylvestre** Host, *Bromus japonicus** L., *Cuscuta lupuliformis** Krock., *Cystopteris fragilis** (L.) Bernh., *Arabis pendula** L., *Allium paniculatum** L. и другие, не принадлежат к числу редких в заповеднике растений. Поэтому мы отметим ниже только виды, наиболее редкие и интересные в ботанико-географическом отношении, распределив их по основным геоморфологическим районам заповедника: высокому правобережью р. Хопер, ее пойме и песчаной надлуговой террасе, а также по основным типам растительности.

Сильно изрезанное оврагами и, может быть, потому сохранившее свою естественную растительность высокое правобережье р. Хопер, принадлежащее заповеднику, является крайней восточной частью в основном распаханного водораздельного плато между долинами р. Хопер и ее притока Савалы. Почти все оно занято нагорными дубравами, в состав которых, кроме дуба, входят ясень, клен и липа. Состав древесных и кустарниковых пород этих дубрав ничем не отличается от более западных дубрав. Что же касается травянистых растений, то расположение хоперских дубрав у юго-восточной границы лесостепи сказывается в отсутствии здесь некоторых неморальных видов, встречающихся в более западных дубравах, например в бассейне р. Северский Донец: *Mercurialis perennis* L., *Lathraea squamaria* L., *Lathyrus niger* (L.) Bernh., *Aegonochon purpureo-caeruleum* (L.) Holub, видов рода *Dentaria* L. Только в двух местах на территории заповедника отмечены нами *Brachypodium pinnatum** (L.) Beauv. и *Fragaria vesca* L., в одном — *Geranium bohemicum** L. Пожалуй, наибольший интерес представляют обнаруженные нами в заповеднике неморальные виды: *Corydalis intermedia** (L.) Merat, имеющая здесь самое юго-восточное из известных местонахождений, и *Scrophularia vernalis** L. — вид, замечательный своим очень спорадическим распространением. Оба эти вида были найдены в нижней части склонов лесных оврагов с родниками, первый — близ Лысой горы и кордона Калиновский (см. рисунок, 1), а второй — севернее кордона Шпиль (см. рисунок, 3). Более влажные склоны и днища лесных оврагов вообще значительно богаче северными лесными видами, чем водоразделы между ними. Так, в окрестностях Калиновского кордона, где особенно много оврагов с родниками, по их днищам встречаются многие папоротники, в том числе *Matteucia struthiopteris* (L.) Todaro, и хвощи (*Equisetum hiemale* L., *E. sylvaticum* L., *E. pratense* L.), а также *Paris quadrifolia* L., *Actaea spicata* L., *Crepis sibirica* L., очень редкая

¹ Далее виды, не указывавшиеся прежде для заповедника, отмечены звездочкой.

в заповеднике малина (*Rubus idaeus* L.). На топких местах у родников нередко *Cardamine amara** L. и *Poa remota** Forsell., встречающиеся здесь у юго-восточной границы своего ареала. Во всех дубравах заповедника довольно обычны полусорные зонтичные: *Chaerophyllum temulum** L. и *Aethusa cynapium** L., а у тропы через лес близ Калиновского кордона нами найдена западная раса обычного пустырника *Leonurus cardiaca** L. s. str. В дубраве по верхней части склона к пойме р. Хопер встречается *Galium pseudorivale** Tzvel. (= *Asperula aparine* Bieb.) — преимущественно кавказский вид, имеющий здесь вполне изолированную, наиболее северную часть своего ареала. Другим кавказским по происхождению видом, найденным в верховье одного из оврагов (к юго-востоку от 4 — см. рисунок), является *Cephalaria litvinovii** Bobr., по-видимому, тождественная кавказской *C. gigantea* (Ledeb.) Bobr.

Уже на опушках и разреженных участках правобережной дубравы обычная неморальная флора значительно обогащается за счет степных и лугово-степных видов. Еще богаче растительность остепненных полей, расположенных на более сухих участках склона коренного берега р. Хопер и склонах с южной экспозицией некоторых оврагов, выпадающих в долину реки. Часто на них встречаются отдельные деревца *Ulmus carpiniifolia* Rupr. ex Suckow и группы степных кустарников (*Spiraea crenata* L., *Prunus spinosa* L., *Amygdalus nana* L., *Cerasus fruticosa* Pall.), а на обрывистых местах — *Cotoneaster melanocarpus* Fisch. ex Blytt. На более крупных полянах флористическое разнообразие определяется разнообразием постоянно переходящих друг в друга растительных группировок, на более возвышенных участках склонов развита степная растительность, а на более низких — лугово-степная, местами переходящая в луговую. Кроме того, из-за просачивания солоноватых грунтовых вод встречаются более или менее засоленные участки склонов с *Artemisia santonica* L., *Kochia prostrata* (L.) Schrad., *Bassia sedoides* (Pall.) Aschers., *Puccinellia bilykiana** Klok., а на склоне к пойме притока р. Хопер р. Карачан близ кордона Васильевский (см. рисунок, 5) — наиболее засоленном месте заповедника — также *Carex diluta* Bieb., *Schoenoplectus tabernaemonthani* (C. C. Gmel.) Palla, *Limonium tomentellum* (Boiss.) Kuntze, *Glaux maritima* L., *Taraxacum bessarabicum** (Hornem.) Hand.-Mazz. и *Aster tripolium* L. Из ковылей (*Stipa* L.) на остепненных полянах часто встречаются небольшие участки со *S. capillata* L., в немногих местах отмечены еще небольшие группы *S. pennata** L. (= *S. joannis* Celak.), *S. tirsia* Stev., *S. pulcherrima** C. Koch. Наиболее ксерофильный ковыль — *S. lessingiana* Trin. et Rupr. — найден нами на двух участках склона коренного берега р. Хопер близ кордонов Алферовский и Шпиль. На поляне к северу от кордона Калиновский (к северо-западу от 1 — см. рисунок) в числе всего нескольких экземпляров найден *S. dasyphylla** (Czern. ex Lindem.) Trautv. На обрывистых склонах к р. Хопер близ кордона Шпиль (см. рисунок, 3) вместе с *S. lessingiana* встречаются такие редкие для средней полосы европейской части СССР виды, как *Tulipa schrenkii* Regel (только желтоцветковая разновидность), *Arabis auriculata** Lam. и *Orobanche cumana** Wallr.

Из остепненных полей заповедника особенно выделяются по своему флористическому богатству и красочности склон южной экспозиции большого оврага к северу от кордона Шпиль (см. рисунок, 3), так называемая Лысая гора по склону оврага близ Калиновского кордона (см. рисунок, 1) и поляны к северо-западу от нее, а также гора Осиянь (см. рисунок, 2).

Из редких и быстро вымирающих за пределами заповедников степных растений, кроме упомянутых выше ковылей, здесь встречаются *Adonis vernalis* L., *Hyacinthella leucophaea* (C. Koch) Schur, *Ornithogalum kochii* Parl., *Trinia multicaulis* (Poir.) Schischk., *T. kitaibelii* Bieb., *Eriosynaphe longifolia* (Fisch. ex Spreng.) DC., *Linum nervosum* Willd., *Aster amellus** L., *Veronica viscosula** Klok., *V. spuria** L., *Limonium bungei* (Claus) Gamajun., *Linaria biebersteinii** Bess., *Viola ambigua** Waldst. et Kit., *Valeriana tuberosa* L., *Orobanche alba* Steph., *O. alsatica** Kirschl., *O. libanotidis** Rupr., *Inula germanica* L., *I. hirta* L., *Allium paczoskianum* Tuzs., *Scorzonera hispanica* L., *Dianthus lanceolatus* Stev. ex Reichenb., *Crepis pannonica** (Jacq.) Koch. На лугово-степных участках, кроме характерных для них шалфеев (*Salvia* L.), в мае—начале июня в образовании красочных аспектов принимают участие *Lathyrus lacteus** (Bieb.) Wissjul. и

L. pallescens (Bieb.) C. Koch, *Anemone sylvestris* L., *Campanula altaica* Ledeb., *Pedicularis kaufmannii* Pinzg., *Gladiolus tenuis* Bieb., *Oxytropis pilosa* (L.) DC., *Vicia tenuifolia* Roth. На полянах и обрывистых местах склона коренного берега р. Хопер у впадения в него р. Карачан (см. рисунок, 5) встречаются *Clematis integrifolia* L., *Vicia biennis** L. (= *V. picta* Fisch. et Mey.), *Verbascum blattaria* L. Прекрасно сохранившиеся степные участки имеются и по склонам вершины оврага, выходящего с территории квартала 77 заповедника (см. рисунок, 4), но, к сожалению, уже за его пределами. Кроме многих, уже отмеченных выше видов, только здесь встречаются *Adonis wolgensis** Stev., создающий вместе с *A. vernalis* золотисто-желтый аспект ранней весной, *Iris halophila** Pall., *Euphorbia pseudoagrarica** P. Smirn., *Artemisia armeniaca** Lam. Остепненные поляны — наиболее богатые во флористическом отношении участки заповедника, число видов на которых в зависимости от их размеров колеблется от 50 до 100.

На увлажненном грунтовыми водами днище упомянутого выше оврага, выходящего с территории заповедника в квартале 77 (см. рисунок, 4), и в меньшей степени в верховьях некоторых других оврагов высокого правобережья р. Хопер на территории заповедника (например, отрогов большого оврага, называемого Сухим Карачаном, к юго-западу от устья р. Карачан) встречаются небольшие луговые участки, сильно отличающиеся по своему видовому составу от лугов поймы р. Хопер. В отличие от последних, которые сначала избыточно увлажнены, а затем сильно пересыхают, это постоянно влажные или даже болотистые луга северного типа с такими не встречающимися в других местах заповедника видами, как *Ranunculus acris* L., *Rumex acetosa* L. (в пойме встречается только *R. thyrsiflorus* Fingerh.), *Festuca rubra** L., *Helictotrichon pubescens** (Huds.) Pilg., *Trisetum sibiricum** Rupr., *Carex tomentosa** L., *Geranium pratense* L., *Equisetum palustre* L., *Triglochin palustre* L., *Potentilla reptans** L., *Angelica palustris** (Bess.) Hoffm., *Cirsium canum* Bieb., *C. esculentum* C. A. Mey.

Широкая пойма р. Хопер в пределах заповедника в основном занята дубравами, а также насаждениями из тополей (*Populus nigra* L. и *P. alba* L.), ивы — ветлы *Salix alba* L. и ольхи клейкой *Alnus glutinosa* L. Дубовые леса по составу древесного и кустарникового ярусов напоминают нагорные, но резко отличаются от них по своему травяному покрову, значительно обедненному в связи с тем, что многие характерные неморальные виды (например, *Carex pilosa* L., виды рода *Melica* L., *Asarum europaeum* L., *Pulmonaria obscura* Dum.) не переносят длительного затопления во время половодья. Нередко в таких лесах в изобилии разрастаются *Convallaria majalis* L., *Urtica dioica* L., *Rubus caesius* L., обычно доминирующие и в тополениках. В кратковременно затопляемых лесах у края притеррасной поймы изредка встречается *Adenophora liliifolia* (L.) Bess. Можно отметить обилие в лесах поймы *Rosa majalis* Herrm., в то время как в нагорных дубравах преобладает *R. pomifera* Herrm. Более интересна флора притеррасных черноольховых лесов, которые особенно хорошо развиты близ кордона Бережина, в низовьях Калмычка и в урочище Отрог. Здесь встречается несколько северных лесных видов (в том числе *Matteucia struthiopteris*, *Calla palustris* L., *Galium trifidum* L., *Ribes nigrum* L.), а также *Urtica pubescens* Ledeb. — очень спорадически распространенный черноольшаниковый вид Восточной Европы.

Возвышенная прирусловая часть поймы р. Хопер с флористической точки зрения не представляет большого интереса. Однако среди растений песчаных отмелей заслуживают упоминания *Crypsis alopecuroides* (Pill. et Mitt.) Schrad., *C. schoenoides* (L.) Lam., *Rumex ucrainicus** Fisch., *Melilotus wolgicus** Poir. и особенно *Dichostylis micheliana** (L.) Nees и *Eragrostis suaveolens** Beck., из которых первый вид не указывался для Воронежской обл., а второй отмечался только для ее Бобровского р-на (Камышев, Хмелев, 1976 : 139).

Значительно меньшую площадь поймы занимают луга и поляны разной степени увлажненности, а также многочисленные водоемы, обычно окруженные ивами или тополями. Очень слабое, но все же заметное засоление пойменных лугов является основной причиной отсутствия здесь многих северных луговых видов, в том числе *Ranunculus acris*, *Rumex acetosa*, *Festuca rubra*. Тем не менее пойменные луга заповедника отличаются хорошей сохранностью и относительным флористическим богатством. В частности, здесь в изобилии встречаются

такие далеко не повсеместные виды средней полосы европейской части СССР, как *Euphorbia palustris* L., *Fritillaria meleagroides* Patr., *Plantago maxima* Juss., *Senecio tataricus* Less., *Cirsium incanum* Fisch., более редки *Lathyrus palustris* L., *Gentiana pneumonanthe* L., *Scutellaria hastifolia* L. и *S. dubia** Taliev et Schirj., *Cenolophium fischeri* (Spreng.) Koch, а виды *Ranunculus flammula* L. и красивоцветущий *Pedicularis dasystachys* Schrenk известны только из одного места — урочища Серебрянка в южной половине заповедника (см. рисунок, 10). Возле дорог и троп через луга встречается галофильный *Polygonum junceum* Ledeb. (= *P. pseudoarenarium* Klok.), имеющий здесь северо-западную границу своего ареала.

Из обитающих в многочисленных водоемах поймы водных растений наиболее интересны *Trapa natans* L. s. str., *Salvinia natans* (L.) All., *Wolffia arrhiza* (L.) Wimm. (Печенюк, 1982), *Caulinia minor* (All.) Coss. et Germ., *Najas major* All., *Zannichellia palustris* L., *Potamogeton friesii** Rupr., *P. obtusifolius** Mert. et Koch, *Ceratophyllum pentacanthum** Hayn. Кроме последнего вида, найденного И. И. Шамровым в Большом Голом озере близ Варварино, и широко распространенного *C. demersum* L., в заповеднике встречаются еще два редчайших и в настоящее время быстро вымирающих вида роголистника: *C. submersum** L. и *C. tanaiticum** Sarjegg. Первый из них отмечен только в небольшом водоеме, расположенном не в пойме, а выше нее — на терраске склона коренного берега р. Хопер над устьем р. Карачан (см. рисунок, 5). В подобных же, но более мелких и более затененных надпойменных водоемах заповедника в изобилии растет *Ranunculus polyphyllus* Kit. *Ceratophyllum tanaiticum* найден нами только в небольшом водоеме на противоположном от поймы крае песчаной надлуговой террасы к северу от Калмычка (6 на рисунке). У берега этого водоема встречается другой редкий вид — *Elatine alsinastrum* L., а прежде именно здесь, по-видимому, указывалась отсутствующая в настоящее время в заповеднике *Aldrovanda vesiculosa* L.

Очень полно представлены в заповеднике эфемерные растения так называемых вымочек — пересыхающих летом западинок, особенно многочисленных там, где размытая надлуговая терраса постепенно переходит в пойму, а именно в урочищах Серебрянка и Долгие Паи (см. рисунок, 10, 8). Из обитающих здесь «поздних» эфемеров, к которым могут быть отнесены и такие «земноводные» виды, как *Callitriche palustris* L., *Elatine hydropiper** L., *Alisma gramineum* Lej. и *Peplis portula** L., следует отметить редкие и редчайшие в Воронежской обл. виды: *Centunculus minimus** L., *Dichostylis hamulosa** (Bieb.) Nees, *Schoenoplectus supinus** (L.) Pall., *Juncus tenageia** Ehrh., *Cardamine parviflora* L., *Lythrum hyssopifolium** L. и *L. borysthenicum** (Bieb.) Litv., *Peplis alternifolia** Bieb., *Centaureum pulchellum* (Sw.) Druce, *Alisma bjorkqvistii** Tzvel. Большинство этих видов еще не отмечалось для заповедника, а некоторые из них и для Воронежской обл. в целом, так как они часто не замечаются коллекторами вследствие их малых размеров и недолгого существования. Последний вид — *Alisma bjorkqvistii* — был описан одним из авторов настоящей статьи только в самое последнее время (Цвелев, 1978) по материалу из Оренбургской обл. и с юга Западной Сибири. В заповеднике этот наиболее эфемерный вид рода *Alisma* L. имеет вполне изолированное от основной, более восточной части своего ареала местонахождение. Северо-западная граница ареала многих других видов вымочек (например, *Dichostylis hamulosa*, *Juncus tenageia*, *Lythrum borysthenicum*) также проходит через Хоперский заповедник. На пересыхающих в начале лета западинах в припойменной части надлуговой террасы в урочище Долгие Паи встречаются еще несколько отсутствующих в других частях заповедника однолетников: *Potentilla supina** L., *P. norvegica** L., *Centaureum erythraea** Rafn, *Trifolium aureum* Pall.

На надлуговой террасе р. Хопер, составляющей третий геоморфологический район заповедника, прежде была широко распространена песчаная степь, в настоящее время сохранившаяся в виде небольших участков главным образом на всхолмленных ее частях близ границы с поймой. Для нее из злаков особенно характерны песчаный ковыль *Stipa borysthénica* Klok. ex Prokud., овсяницы — *Festuca beckeri* (Hack.) Trautv. и более редкая здесь *F. polesica** Zapal., *Koeleria sabuletorum* (Domin) Klok., *Cleistogenes squarrosa* (Trin.) Keng — вид центральноазиатского происхождения, проникший после последнего оледене-

нения на запад до низовий Днепра, *Agrostis vinealis* Schreb., *Phleum phleoides* (L.) Karst. Из многочисленных видов песчаного разнотравья отметим лишь немногие, более редкие: *Scorzonera ensifolia* Bieb. и *S. purpurea* L., *Syrenia montana* (Pall.) Klok., *Linaria odora* Bieb., *Alyssum tortuosum* Waldst. et Kit., *Allium inaequale* Janka, *Pulsatilla pratensis* (L.) Mill. и *P. patens* (L.) Mill., *Iris humilis* Georgi, *Coryspermum declinatum** Steph., *Veronica incana* L. Только на одной из песчаных гряд между с. Варварино и урочищем Отрог найдены *Linaria dolichoceras** Kupr., *Chondrilla latifolia** Bieb. (определение Т. Г. Леоновой), *Coryspermum nitidum** Kit. В песчаной степи близ кордона Серебрянка (см. рисунок, 10) в относительно большом количестве сохранился редкий вид заразики *Orobancha arenaria* Borkh., паразитирующий на *Artemisia marschalliana* Spreng., и изредка попадаются еще *O. purpurea* Jacq. (на *Achillea nobilis* L.) и *O. coerulescens** Steph. (на *Artemisia marschalliana*). Все степные и песчаные заразики принадлежат к растениям, быстро исчезающим под влиянием деятельности человека и очень нуждающимся в охране. Поэтому ценно, что на территории заповедника они сохранились в числе 8 видов (кроме упомянутых выше, *O. caesia* Reichenb., паразитирующего на *Artemisia austriaca* L.).

Значительно менее интересны во флористическом отношении сосновые посадки различного возраста, занимающие большую часть надлуговой террасы. Обычно там, где они загущены, почти ничего не растет, а в более разреженных посадках вместе с немногими видами песчаной степи растут многочисленные сорные растения, как рудеральные, так и сегетальные, особенно обильно разрастающиеся на противопожарных бороздах. Настоящие боровые растения в сосновых посадках отсутствуют, за исключением бесхлорофильного сапрофита *Hypopitys hypophegea* (Wallr.) G. Don, очень мелкие семена которого могут разноситься на большие расстояния ветром.

Заметно отличается от других участков надлуговой террасы по правому берегу р. Калмычок между кордонами Юрмище и Ключковский (см. рисунок, 6), где имеется дубовый лес, не уступающий по числу неморальных видов дубравам высокого правобережья р. Хопер, а кроме того, здесь отмечаются такие редкие виды, как *Botrychium lunaria* и *Carex arnellii* Christ. (Мельникова, Протоклитова, 1976). Ближе к кордону Юрмище среди этого леса попадаются участки со значительной примесью березы (*Betula pendula* Roth), изредка встречающейся и на наиболее тенистых склонах правобережья (например, северном склоне горы Осиянь), а также небольшие песчаные возвышенности с редкими соснами, где нами отмечены такие редкие виды, как *Centaurea sumensis* Kalen., *Festuca wolgensis** P. Smirn. (= *F. arietina* Klok.), *Viola canina* L. и *V. lavrenkoana** Klok. На понижениях с березой встречаются северные лесные виды: *Rubus saxatilis* L., *Melampyrum pratense* L. и некоторые папоротники и хвощи, а также такие редкие для заповедника растения, как *Asperula tinctoria* L., *Centaurea pseudophrygia* C. A. Mey., *Laserpitium prutenicum* L., *Pimpinella saxifraga* L., *Peucedanum oreoselinum* (L.) Moench. Небольшие участки дубового леса имеются и по склону террасы южнее Калмычка, например близ кордона Бережина, а также в урочище Отрог, где, в частности, растут обычные на правобережье *Tulipa quercetorum* Klok. et Zoz и *Fritillaria ruthenica* Wickstr., но отсутствуют такие обычные неморальные виды правобережья, как *Asarum europaeum*, *Pulmonaria obscura*, *Corydalis marschalliana* (Pall.) Pers. Близ кордона Бережина (см. рисунок, 7), где надлуговая терраса очень сужена, имеются несколько остепненных полян и залежей с большим количеством степных видов. Из последних здесь найдены *Potentilla longipes* Ledeb. и *Hypericum elegans* Steph. ex Willd., отсутствующие в других частях заповедника.

К северо-востоку от р. Калмычок уже за пределами заповедника располагается несколько крупных болот, одно из которых — болото Дерюжкино (см. рисунок, 11) — имеет большую сфагновую сплавину, на которой растут такие виды северных болот, как *Salix lapponum* L., *Scheuchzeria palustris** L., *Eriophorum gracile** Koch, *Carex limosa** L. и другие осоки сфагновых сплавин, *Drosera rotundifolia* L., *Hammarbya paludosa** (L.) O. Kuntze, *Utricularia minor* L., *Pedicularis palustris* L. Все эти виды (кроме *Salix lapponum*), а также *Eriophorum angustifolium* Honck., *Dryopteris cristata* (L.) A. Gray, *Liparis loeselii* (L.) Rich., *Pyrola rotundifolia* L., *P. minor** L. и даже не приводившаяся для Воронежской

обл. *Corallorhiza trifida** Chatel встречаются на небольшом сфагновом болоте Малый Ильменек (см. рисунок, 13) возле пос. Новоильменский к востоку от заповедника. Недалеко от него, между Новоильменским и с. Богдань, располагается большое болото, с трех сторон окруженное полосой естественного сосново-березового леса (к сожалению, сосны в нем в основном вырублены), известного под названием Богдановский лес (см. рисунок, 12). Это очень интересное во флористическом отношении место, где встречаются не менее 30 отсутствующих в заповеднике лесных, луговых и болотных растений, в том числе *Ophioglossum vulgatum* L., *Listera ovata** (L.) Br., *Epipactis palustris* (L.) Crantz, *Parnassia palustris* L., *Carex hartmannii** Cajand., *Linum catharticum** L., *Primula veris** L., *Rosa acicularis** Lindl., *Senecio integrifolius* Clairv., *Serratula tinctoria** L. и др. В березовой части леса местами сплошной покров образует *Pyrola rotundifolia* и в большом обилии встречаются орхидеи *Neottia nidus-avis* L. и *Platanthera bifolia* (L.) Rich.

Очень интересны и другие болота и озера, образующие к юго-востоку от надлуговой террасы р. Хопер почти сплошную полосу, протянувшуюся во всю длину заповедника от болот Дерюжкино и Моховое на севере до озера Большой Ильмень (см. рисунок, 14) на юге. Все эти болота и озера, вероятно, располагались в древней, может быть, позднеледниковой пойме р. Хопер, чем и объясняется обилие здесь таежных видов. Очень жаль, что такие уникальные во флористическом отношении участки, через которые проходит юго-восточная граница ареалов более чем 60 видов, не охраняются и легко могут исчезнуть (например, болота могут быть осушены). Поэтому мы считаем очень желательным присоединение к Хоперскому заповеднику хотя бы двух наиболее хорошо сохранившихся болот со сфагновыми сплавинами: Дерюжкино и Малый Ильменек, а также Богдановского леса, по своей флоре, а вероятно, и энтомофауне совершенно отличающегося от лесов заповедника. Для сохранения степной флоры очень много дало бы присоединение к заповеднику безлесных вершин двух оврагов, выходящих с территории заповедника в кварталах 77 и 108 и окружающих полями. Большой интерес представляют и их днища с болотистыми лужайками северного типа, так что включение этих очень небольших по площади участков в заповедник существенно увеличит его флористическое богатство.

Интересно отметить отсутствие в заповеднике таких широко распространенных в бассейне Дона адвентивных видов, как *Acorus calamus* L., вероятно, занесенного в Европу еще монголо-татарами, и *Elodea canadensis* Michx. — американского водного растения, за короткое время распространившегося почти по всей Европе. Правда, плавающий побег *Elodea canadensis* был найден в 1978 г. одним из авторов настоящей статьи (Е. В. Печенюк) в небольшом озере Коловерть в северной части левобережной поймы р. Хопер, но в последующие годы этот вид там уже не встречался. Несмотря на хорошую сохранность естественной флоры заповедника, на его территории быстрыми темпами распространяется целый ряд адвентивных видов американского происхождения: *Stenactis annua* (L.) Nees, *Iva xanthiifolia** Nutt., *Cuscuta campestris** Juncker, *Echinocystis lobata** (Michx.) Torr. et Gray. С юга и юго-востока на территорию заповедника проникли такие адвентивные виды, как *Axyris amaranthoides** L., *Sisymbrium volgense** Bieb. ex Ledeb., *Euclidium syriacum** L., *Tribulus terrestris** L., *Portulaca oleracea* L. В нескольких местах правобережья р. Хопер вполне натурализовался *Parthenocissus inserta* (A. Kern.) Fritsch.

Из всего сказанного можно сделать вывод, что Хоперский государственный заповедник является весьма ценным резерватом дикорастущей флоры на крайнем юго-востоке лесостепной полосы европейской части СССР. В частности, здесь много красивоцветущих видов из родов *Tulipa* L., *Fritillaria* L., *Iris* L., *Pulsatilla* Adans., *Adonis* L., *Stipa* L. и других менее бросающихся в глаза, но не менее нуждающихся в охране. В заповеднике и его ближайших окрестностях нами отмечены 22 еще не указывавшихся для Воронежской обл. вида (Камышев, Хмелев, 1976): *Alisma bjorkqvistii**, *Elytrigia elongatiformis** (Drob.) Nevski (склон к р. Карачан), *Dactylis polygama** Horvat. (дубравы правобережья), *Poa remota**, *Festuca wolgensis**, *Eragrostis suaveolens**, *Digitaria aegyptiaca** (Retz.) Willd. (песчаная степь), *Juncus tenageia**, *Carex tomentosa**, *Schoenoplectus supinus**, *Dichostylis hamulosa**, *D. micheliana**, *Corallorhiza trifida**, *Ceratophyllum*

*tanaiticum**, *Lythrum hyssopifolium**, *Vincetoxicum juzepczukii** (Pobed.) Prival. ex Wissjul. (пойма р. Хопер), *Linaria dolichoceras**, *Veronica viscosula**, *Echinocystis lobata**, *Scutellaria dubia**, *Lactuca quercina** L. (= *L. chaixii* Vill.; дубрава к востоку от р. Карачан), *Chondrilla latifolia**.

ЛИТЕРАТУРА

Исаченко Т. И., Лавренко Е. М. (1980). Ботанико-географическое районирование. В кн.: Растительность европейской части СССР. Л., Наука. — Камышев Н. С., Хмелев К. Ф. (1976). Растительный покров Воронежской области и его охрана. Воронеж, Изд. Воронеж. гос. унив. — Красовская С. А. (1940). Список высших растений Хоперского заповедника. Тр. Хоперск. гос. заповед., 1. — Машкин С. И. (1949). Инвентаризация флоры сосудистых растений в Хоперском заповеднике и редкие виды для Воронежской области. Научно-методические записки. Главное управление по заповедникам, 12. — Машкин С. И. (1959). Новые материалы по инвентаризации высших растений Хоперского государственного заповедника и его ближайших окрестностей. Тр. Хоперск. гос. заповед., 3. — Мельникова Н. С., Протоклитова Т. Б. (1976). Материалы по флоре высших растений Хоперского заповедника. В кн.: Дубравы Хоперского заповедника, 2. Современное состояние пойменных насаждений. Воронеж, Изд. Воронеж. гос. унив. — Миняев Н. А., Конечная Г. Ю. (1976). Флора Центрально-лесного государственного заповедника. Л., Наука. — Печенюк Е. В. (1982). О трех редких водных растениях Хоперского заповедника. Бот. ж., 66, 5. — Протоклитова Т. Б. (1964). Дополнение к флоре Хоперского заповедника. Тр. Хоперск. гос. заповед., 5. — Цвелев Н. Н. (1978). О роде частуха (*Alisma* L.) в СССР. Нов. сист. высш. раст., 15. — Чумакова А. В. (1976). Дополнение к флоре Хоперского заповедника. В кн.: Дубравы Хоперского заповедника, 2. Современное состояние пойменных насаждений. Воронеж, Изд. Воронеж. гос. унив.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград

Получено 27 IV 1981.

и

Хоперский государственный заповедник.

S U M M A R Y

The Khopersk state reservation is a valuable collection of wild flora of the forest-steppe zone of the European part of the USSR and of its southwestern boundary. That is proved by the great floristic richness of this reservation: as a result of the inventory of the reservation flora, 1019 species of vascular plants have been found in its territory (162 km²), and 62 species — in its nearest neighbourhood. 213 species are registered in the reservation for the first time, 22 species of which are found for the first time in the Voronezh District. It is proposed to join to the reservation its neighbouring territories, which are most interesting floristically: the so-called Bogdanovsky forest, the peat moss bogs Deryuzhokino and Maly Ilmenyek, as well as the tops of the two ravines with steppe vegetation at the northwestern boundary of the reservation.

УДК 576.1 : 581.9 (575)

И. Т. Васильченко

О ПРОИСХОЖДЕНИИ ФЛОРЫ СРЕДНЕЙ АЗИИ

I. T. VASSILCHENKO. ON THE ORIGIN OF THE FLORA OF THE MIDDLE ASIA

Пересматривается вопрос о происхождении флоры Средней Азии (в частности ее равнинных пустынь), анализируются систематическое положение и генезис некоторых пустынных родов. Одновременно освещается ряд вопросов флорогенетики, поставленных М. Г. Поповым, и высказываются соображения относительно их истолкования.

Проблема происхождения флоры Средней Азии, в частности ее пустынь, является предметом дискуссии, усилившейся после опубликования известных работ М. Г. Попова (1927, 1963, и др.). В процессе этой дискуссии исследованию подвергались некоторые роды и определялся их генезис — по-разному различными авторами. В данной статье мы и остановимся прежде всего на систематическом положении и происхождении некоторых из этих родов.

Одним из таких родов является род *Niedzwedzkia* В. Fedtsch. Этот род в последнее время детально изучали в трех аспектах одновременно английский ботаник А. Grierson (1961), у нас — Ф. Н. Русанов (1961) и Г. П. Яковлев (1961), ранее его исследовали Б. А. Федченко (1915), А. И. Введенский (1928), И. Т. Васильченко (1957). Однако и после всех этих исследований вопрос о роде недзвецкия не получил надлежащей ясности, все еще не было окончательно решено, к какому же семейству следует отнести этот род, куда уходят нити его родства, прав ли был Попов, который писал об африканских связях этого рода. На крайних позициях в этой дискуссии стоят Grierson, с одной стороны, Русанов — с другой. Яковлев занял «промежуточную» позицию. Grierson построил многоступенчатую сложную систему, объединив в одном роде *Incarvillea* роды собственно *Incarvillea*¹ (с типом *I. sinensis* Lam.), *Amphicome* Lindl., *Pteroscleris* H. Baill. и *Niedzwedzkia* — последние три рода вошли в род *Incarvillea* в ранге подродов. В под родах Grierson различал виды, у видов — подвиды, у подвидов — разновидности. Таким образом, все роды травянистых растений сем. *Bignoniaceae*, названные выше, были отнесены к одному роду *Incarvillea*.

Как известно, в систематике сем. *Bignoniaceae* и близких к нему семейств *Scrophulariaceae*, *Gesneriaceae* и др. особенности строения генеративных органов, в частности плодов, играют решающую роль. При сопоставлении этих особенностей у названных выше родов (см. таблицу) мы видим существенные различия, позволяющие в соответствии с концепцией объема рода, обычно принимаемой советскими систематиками, рассматривать как самостоятельные роды *Incarvillea*, *Amphicome*, *Pteroscleris* и *Niedzwedzkia* (рис. 1). Мы определяем построение Grierson как чисто формальное. Мы считаем также, что род *Incarvillea* (в его узком понимании) не является однородным, отвечающим типу этого рода (*I. sinensis* Lam.), и, возможно, он подлежит расчленению на более естественные ветви.

Яковлев (1961 : 333), рассматривая интересующий нас вопрос, отметил, что «пыльца *Bignoniaceae* и *Pedaliaceae* очень сходна по своей форме, но наиболее

¹ Авторы таксонов даны при первом упоминании таксонов и только в тех случаях, когда они не приведены во «Флоре СССР» (тт. I—XXX) и «Своде. . .» С. К. Черепанова (1973).

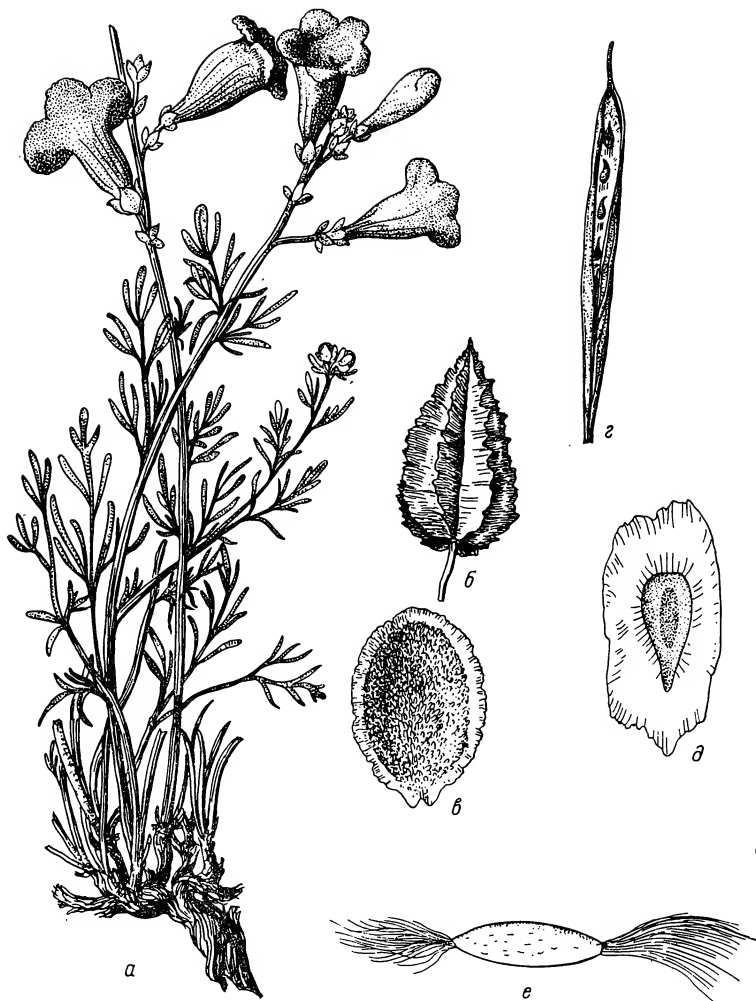


Рис. 1. *Niedzwedzkia semiretschenskia* (а—в), *Incarvillea olgae* (г, д) и *Amphicome arguta* (е).

а — общий вид; б — плод; в — семя (с экземпляра, собранного В. В. Фисюн и А. О. Оразовой в урочище Акшаки в Чуицких горах 10 V 1976); г — плод; д — семя (с экземпляра, собранного С. С. Иконниковым на Бартанге 24 VIII 1955); е — семя (по А. Grierson, 1961). а, б, в — нат. вел.; г, д, е — увел. 19.

приближается по степени сходства к *Pedaliaceae* пыльца родов *Incarvillea* и *Amphicome*. Он отметил и расхождение в хромосомных числах рода *Incarvillea* и типичных представителей сем. *Bignoniaceae*. Сравнив ряд других особенностей родов травянистых растений сем. *Bignoniaceae*, Яковлев предложил объединить их в особую трибу *Incarvilleae*, оставив, однако, эту трибу в составе сем. *Bignoniaceae*. При этом он отметил, что существует несомненно определенная родственная связь травянистых представителей сем. *Bignoniaceae* и сем. *Pedaliaceae* (цит. соч.: 334). Таким образом, позиция Яковлева в данном вопросе не отличается определенностью, хотя его высказывания относительно обособленности родов травянистых растений в сем. *Bignoniaceae* и их близости к *Pedaliaceae* заслуживают внимания. Русанов (1961) подошел к изучению рода *Niedzwedzkia* с позиций биоморфологии — он проанализировал биологические приспособления растений этого рода к распространению семян и их прорастанию. Если у рода *Incarvillea* s. str. (тип *I. sinensis*) корыочки гладкие, раскрывающиеся, семена легкие и крылатые, разносятся ветром (анемохория), то род *Niedzwedzkia* обладает деревянистыми, грубыми, ребристо-зубчатыми коробочками; семена лишены крыльев, они тяжеловатые и снабжены лишь узкой круговой каймой, что свойственно и другим представителям сем. *Pedaliaceae*, как, например, *Sesamum indicum*. Коробочки рода *Niedzwedzkia*, по наблюдениям Русанова, не раскрываются, они или опадают на землю и вдавливаются в нее копытами жи-

Род	Чашечка	Коробочка	Семена
<i>Incarvillea</i> s. str.	С длинными зубцами, со спаянными чашелистиками, при плодах не отогнутыми вниз	Кожистая, раскрывающаяся, наподобие листовки	Легкие, с гиалиновым крылом (анемохория)
<i>Amphicome</i>	С короткими притупленными зубцами	Перепопчатая, раскрывающаяся по двум створкам; створки спирально скручивающиеся	С пучками волосков на обоих концах («хвостатые»)
<i>Pteroscleris</i>	То же	Грубая, почти деревянистая, ребристая или $\pm$ четырехугольная, трудно раскрывающаяся	С негиалиновым крылом
<i>Niedzwedzkia</i>	Со свободными чашелистиками, при плодах отогнутыми вниз	Грубая, деревянистая, ребристо-зубчатая, нераскрывающаяся или с трудом раскрывающаяся	Бескрылые, с узкой круговой каймой

вотных, или прицепляются своими зубцами к шерсти животных и таким образом разносятся (экзозоохория). При достаточной влажности почвы семена прорастают, часто даже не высыпаясь из коробочек, и проростки проникают наружу через щели, образующиеся при надавливании на них копытами животных. Русанов обращает внимание на то, что именно такой механизм биологических приспособлений плодов и семян к распространению и прорастанию типичен для многих представителей сем. *Pedaliaceae* (виды рода *Harpagophytum* DC. и др.), но не свойствен сем. *Bignoniaceae*. Кроме того, он отмечает, что растения рода *Niedzwedzkia*, хотя и взятые с севера Тянь-Шаня, в условиях культуры в г. Ташкенте листьев не сбрасывали, а вегетировали всю зиму. В итоге Русанов предложил отнести род *Niedzwedzkia* к сем. *Pedaliaceae*, что еще раньше предлагал, правда, с оговоркой, Федченко (1915), т. е. он предложил концепцию африканских связей этого рода. Но не только Русанов принял эту концепцию. Отметим, что в системе R. Schumann (1895) названная нами выше группа травянистых родов сем. *Bignoniaceae* поставлена непосредственно рядом с южноафриканскими кустарниковыми родами *Rhigozum* Burch., *Catophractes* G. Don, также имеющими мало общего с типичными представителями сем. *Bignoniaceae*. На африканские, даже южноафриканские связи некоторых сложноцветных растений Средней Азии в свое время указывал И. М. Крашенинников (1922 : 73—74), который писал: «Систематически эти роды считаются близкими — все они относятся к трибе *Anthemideae* и в существующих теперь системах располагаются в ближайшем соседстве, тем более что промежуточные роды обитают в Южной Африке». Развивая эту мысль, Крашенинникова, Н. В. Павлов и С. Ю. Липшиц (1934 : 34) указывали, что «неожиданные открытия обнаруживаются при изучении родов Сложноцветных. Оказывается, что *Trichanthemis* и *Lepidolopha* в мировой системе Сложноцветных, приводимой у Энглера и Прантля, помещаются рядом с такими родами, как *Pentzia*, *Stilphophytum*, *Murasmodes* и др. родами, обитателями Капской земли, Капской флоры. Удивительным образом наши изыскания приводят генеалогию каратавских Сложноцветных к Капской земле, т. е. создается географическая концепция, вполне соответствующая наблюдениям М. Г. Попова».

В систематике группы родственных семейств, таких как *Bignoniaceae*, *Scrophulariaceae*, *Pedaliaceae*, *Martyniaceae*, *Gesneriaceae*, карпологический метод, как уже было отмечено выше, является по существу основным методом и его применение дает надежные результаты. Особенно большое значение в этом плане имеют структура зародыша и морфологические признаки «продвинутого зародыша», т. е. ювенильной фазы. Эти признаки (в частности форма семязлолей),

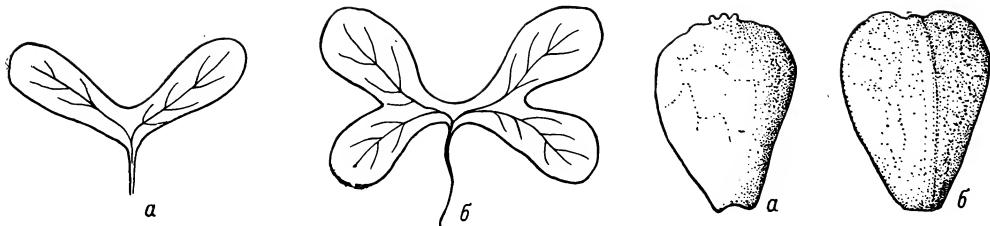


Рис. 2. Типичные формы семядолей у представителей сем. *Bignoniaceae*

a — *Campsis radicans*, *б* — *Catalpa bignonioides* (по В. Čzapodi, 1969).

Рис. 3. Семядоля *Niedzwedzkia semiretschenska*

a — с брюшной, *б* — со спинной стороны (с экземпляра, упомянутого на рис. 1, увел. 19).

как показали исследования I. Lubbock (1892), R. Nickel (1914), И. Т. Васильченко (1928, 1950, и др.), V. Čzapodi (1969), D. Burger (1972) и многих других авторов, являются общими для родов и их групп (триб) и иногда даже семейств. Все вышеупомянутые исследователи отмечали удивительную, оригинальную форму семядолей — двулопастные (или даже двураздельные) у представителей сем. *Bignoniaceae* (рис. 2), причем с хорошо выраженным жилкованием этих семядолей (виды *Catalpa*, *Tecoma* и др.). Н. Neubauer (1960) исследовал это явление в широком плане и пришел к выводу, что двулопастность (или даже двураздельность) семядолей есть признак, общий для всех представителей сем. *Bignoniaceae*. Он пишет (с. 434): «Die Keimblätter des Sämlings sind zweilappig — eine Form, welche auch alle anderen Arten der Bignoniaceen besitzen». При этом в семени и затем при выходе из семенной оболочки доли семядолей (лопасти, половинки) оказываются сложенными вдоль и расправляются лишь позднее. Эти данные подтверждены и Н. Melchior (1964). У *Niedzwedzkia* семядоли никогда не бывают двулопастными, а тем более сложенными вдоль. Они мясистые, лишь слегка выемчатые на верхушке и лишены ясно выраженного жилкования (рис. 3). Но именно эти признаки характерны для семядолей представителей сем. *Pedaliaceae* (Stapf, 1895). Мы считаем, что уже одного этого достаточно, чтобы исключить род *Niedzwedzkia* из сем. *Bignoniaceae* и отнести его к сем. *Pedaliaceae*, т. е. присоединиться к заключению Федченко (1915) и Русанова (1961).

К изложенному выше добавим, что З. М. Бызова (1979) описала два новых вида грибов, обнаруженных ею на растениях рода *Niedzwedzkia*. Замечательно, что один из этих видов отнесен Бызовой к роду *Stemphylium* (*S. incarvilleae* Byzova) с примечанием, что на представителях сем. *Bignoniaceae* виды рода *Stemphylium* никогда не были обнаружены. Отметим также, что в опылении представителей сем. *Bignoniaceae* немалую роль играют летучие мыши, что совершенно неизвестно для сем. *Pedaliaceae*.

На основании вышеизложенного мы безоговорочно относим род *Niedzwedzkia* к сем. *Pedaliaceae* и констатируем его южноафриканские связи.

Перейдем теперь к рассмотрению вопросов, связанных с родом *Nitraria*, которому некоторые авторы, например Е. Г. Бобров (1965), приписывают центральноазиатское происхождение.

Систематика рода *Nitraria* сложна и запутана. Обзор этого рода, данный М. П. Петровым (1972), нисколько не улучшил состояние изученности рода *Nitraria* — можно только отметить, что он лишний раз показал необходимость нового, более углубленного изучения систематики и географии этого рода. Исследование, проведенное в Австралии I. Noble и R. Whalley (1978), уже привело к необходимости выделения из «старого» вида *N. billardieri* ряда новых видов. Необходима ревизия и таких видов, как *N. schoberi* и *N. retusa*. В. Л. Комаров (1908 : 173—174), первый монограф рода *Nitraria*, писал: «Сравнительная морфология видов *Nitraria*, благодаря их большой близости между собою, дает очень мало точек для суждения об их генезисе. Только строение косточек — именно большее или меньшее развитие их наружного костяного слоя — дает возможность — если рассматривать его как добавочную защитную постройку — расположить виды *Nitraria* в определенном порядке. Древнейшей с этой точки зрения явится *N. retusa*, наименее защищенная». Далее Комаров отмечает: «В конечном итоге мне представляется, что *Nitraria* — происхождения тропи-

ческого и западного и проникла в Монголию через Арало-Каспийский бассейн по мере его усыхания. Австралийское же местообитание *Nitraria* объяснимо только при допущении той гипотезы, что это растение в своей истории связано с материком Гондваны» (цит. соч.: 175).

Если руководствоваться указанием о структуре косточек у нитрарии, высказанным Комаровым (которое мы считаем отвечающим действительности), то виды рода *Nitraria* можно расположить по двум группам: 1) с панцирной структурой окостеневшего эндокарпа и 2) с неокостеневшим эндокарпом, с «решетчатой» его структурой. Комаров и рассматривал первые виды как дериватные, возникшие в процессе эволюции при «окостенении» эндокарпа древних форм рода *Nitraria*, имевших первичную (решетчатую) его структуру.

Данная точка зрения нашла свое отражение в системе рода, предложенной М. М. Ильиным (1958 : 192). В этой системе исходной, древней стоит секция *Tridentata* Iljin, представленная одним видом *N. retusa* (Forsk.) Aschers. Далее следует секция *Integra* Iljin с двумя сериями: 1) серия *Schoberi* Iljin, к которой относятся *N. schoberi* L., *N. komarovii* Iljin et Lava, *N. roborovskyi* Kom., *N. sibirica* Pall. и *N. tangutorum* Bobr.; 2) серия *Sphaerocarphae* Iljin, представленная единственным видом *N. sphaerocarpha* Maxim. Таким образом, оказывается, что к видам с панцирной структурой косточек относятся такие центральноазиатские виды, как *N. sibirica* и весьма близкий к нему *N. tangutorum*, а также *N. roborovskyi* — вид, также очень близкий к *N. sibirica* и являющийся, возможно, лишь крупноплодным вариантом последнего. Дериватность пузыреплодного *N. sphaerocarpha* сомнений в молодости этого вида не вызывает. Что касается *N. schoberi* — европейско-западноазиатского вида, то он лишь отчасти заходит в Центральную Азию, это вид сложный и недостаточно изученный, о чем свидетельствует хотя бы попытка выделения из него нового вида *N. komarovii*.

N. retusa — североафриканский вид, заходящий на восток в Палестину. Как оказалось, имеется и «продолжение» его типа гораздо далее на восток: в 1974 г. Л. И. Васильева опубликовала новый вид (*N. pamirica*) из Юго-Восточного Памира, имеющий решетчатую (а не панцирную!) структуру эндокарпа. Эта замечательная находка позволяет нам причислить *N. pamirica* к реликтовым видам, которых в юго-восточном углу Памира имеется немало (Луканенкова, 1964). В противоположность высокостебельным кустарниковым видам рода *Nitraria* растения памирского вида распластаны и прижаты к земле и, возможно, являются фиксированной ювенильной формой какого-то древнего вида. Аналогичные факты описал В. И. Грубов (1970) для ряда центральноазиатских видов сем. *Solanaceae*.

Ильин (1958 : 190), резюмируя все имевшиеся в его распоряжении данные о генезисе рода *Nitraria*, писал: «Каждый непредубежденный систематик и флорист может сделать лишь один вывод, что родина Нитрарии не может находиться в Центральной Азии, а может быть и вообще во всей Азиатской Ангариде. . . Единственное допущение, которое позволительно сделать — это то, что Нитрария возникла на Гондванском материке». Современными «свидетелями» этого процесса являются, по мнению Ильина, два морфологически довольно далеко отстоящие друг от друга вида: *N. retusa* (в Африке) и *N. billardieri* (в Австралии). По-видимому, к этим «свидетелям» можно присоединить и *N. pamirica*. Мы не можем также обойти молчанием замечательные исследования Ф. К. Лукьяновича (1939) — энтомолога, изучавшего жуков рода *Rhaebus*, паразитирующих на растениях рода *Nitraria* (*N. schoberi*). Лукьянович проанализировал вопрос о связи эволюции этих жуков с эволюцией их хозяев — видов рода *Nitraria*. Выводы, к которым пришел Лукьянович, замечательны по логичности их построения и совпадению с данными Комарова и Ильина. Лукьянович пишет: «Древнейшие филогенетические связи *Rhaebus* заставляют предполагать нахождение центра происхождения этой группы жуков и, очевидно, также *Nitraria* в фауне южных частей Старого Света, т. е. где-то в пределах древней Гондванской суши» (цит. соч.: 20). О южном происхождении рода *Nitraria* упоминает и Б. А. Быков (1979).

Таким образом, концепция о центральноазиатском происхождении рода *Nitraria* представляется нам несостоятельной. Этот род в своих корнях несомненно связан с южным материком — Гондваной. Здесь уместно будет привести

и высказывания В. П. Бочанцева (1965 : 43—44), детально изучавшего типичный для среднеазиатских пустынь род *Salsola*. Он пишет: «В последнее время в ряде работ Е. Г. Боброва. . . развивается идея о возникновении пустынных флор Азии и Африки из палеогеновых саванн Ангарида. Материалы по роду *Salsola* L., типичнейшему пустынному роду, свидетельствуют, что развитие и расселение этого рода шло в противоположном направлении — из Африки в Азию по пути, предложенному еще М. Г. Поповым. А так как флора афроазиатских пустынь в основании сформирована из растений, подобных *Salsola* L.; то мне кажется маловероятным обратный ход этого процесса — из Азии в Африку». С. А. Невский (1937) в схеме своей классификации флоры Средней Азии особо выделил «гондвано-средиземноморский элемент» с родственными связями в пустынной гондванской флоре, развившейся на обломках Гондваны. Сюда Невский причисляет, например, виды родов *Stipa* (частично), *Ampelodesmus* Beauv. (*Gramineae*), *Zygophyllum*, *Salsola*, *Psoralea*, *Prosopis*, *Heliotropium* и ряд других «гондванцев».

Наконец, мы позволим себе кратко остановиться на общей постановке вопроса о генезисе флоры Средней Азии, в частности флоры ее равнинных пустынь. Имеем ли мы право говорить о флоре равнинных пустынь Средней Азии как о чем-то целом, гомогенном, даже не отличая северных ее пустынь от южных? Ведь генетические корни тех и других (во всяком случае основных их компонентов) совершенно различны. Но и в южных пустынях Средней Азии растительность гетерогенна, со многими инвазиями бореального характера (роды *Carex*, *Poa*, *Ranunculus* и др.). Однако основной костяк растительного мира южных пустынь, как это справедливо отмечает В. П. Бочанцев (1965), составляют роды южного (в том числе «гондванского») корня или представляющие собой элемент самобытный (роды *Astragalus*, *Ammodendron*, *Calligonum* и др.), а иногда и тяготеющие в своем генезисе к тропической Южной Африке (роды *Cleome*, *Asparagus*, *Aristida* и др. — Попов, 1927; Невский, 1937; Лавренко, 1962). Бобров (1978 : 1394) пишет: «Мы специально изучили вопрос о происхождении флоры Средней Азии и пришли к выводам совершенно иным, чем М. Г. Попов». Бобров (цит. соч.: 1393), противопоставляя данным Попова свои воззрения, отрицает целый ряд положений последнего и пишет, что «колыбелью флоры равнинных пустынь Средней Азии, так же как и всего пояса афроазиатских пустынь, была флора саванн и степей Ангарида—Палеоазии». Мы, пересматривая этот вопрос, пришли к выводам, совершенно иным, чем это предлагает Бобров, в частности и в вопросе о роли Ангарида как «колыбели» флоры пустынь Средней Азии.

ЛИТЕРАТУРА

- Б о б р о в Е. Г. (1946). Об азиатских видах рода *Nitraria* L. Сов. бот., 14, 1. — Б о б р о в Е. Г. (1965). О происхождении флоры пустынь Старого Света в связи с обзором рода *Nitraria*. Бот. ж., 50, 8. — Б о б р о в Е. Г. (1978). Об «Основах флорогенетики» М. Г. Попова и о происхождении флоры равнинных пустынь Средней Азии. Бот. ж., 63, 10. — Б о ч а н ц е в В. П. (1965). Род *Salsola* L. (состав, история развития и расселения). Л., Наука. — Б ы з о в а З. М. (1979). Новые виды грибов на Инкарвиллее семиреченской. Бот. материалы Гербария Инст. бот. АН КазССР, 11. — Б ы к о в Б. А. (1979). Научные основы охраны живой природы. В кн.: Охрана растительного мира Казахстана. Алма-Ата, Наука. — В а с и л ь е в а Л. И. (1974). Новый вид рода *Nitraria* L. с Памира. Нов. сист. высш. раст., 11. — В а с и л ь ч е н к о И. Т. (1938). О значении морфологии прорастания для филогенетической систематики цветковых растений. Сов. бот., 3. — В а с и л ь ч е н к о И. Т. (1950). Вскоды деревьев и кустарников СССР. Тр. Бот. инст. АН СССР, 1, 9. — В а с и л ь ч е н к о И. Т. (1957). О систематическом положении рода *Niedzwedzkia* V. Fedtsch. Бот. материалы Гербария Бот. инст. АН СССР, 18. — В е д е н с к и й А. И. (1928). *Schedae* ad Herb. As. Med., 18. — Г р у б о в В. И. (1970). Сем. *Solanaceae* Juss. В кн.: Растения Центральной Азии. Л., Наука. — И л ь и н М. М. (1958). Флора пустынь Центральной Азии, ее происхождение и этапы развития. Материалы по истории флоры и растительности СССР, 3. М., Изд. АН СССР. — К о м а р о в В. Л. (1908). Введение к флорам Китая и Монголии. Тр. Бот. сада, 29, 1. — К р а ш е н и н н и к о в И. М. (1922). Материалы к систематике родов *Cancrinia* Kar. et Kir., *Trichanthemis* Regel et Schmalh. и *Lepidolopha* C. Winkl. Бот. материалы Гербария Гл. бот. сада, 3. — Л а в р е н к о Е. М. (1962). Основные черты ботанической географии пустынь Евразии и Северной Америки. Л., изд. АН СССР. — Л у к а н е н к о в а В. К. (1964). Юго-Восточный Памир как ботанический рефугиум. Бот. ж., 49, 1. — Л у к ы н о в и ч Ф. К. (1939). Жуки рода *Rhaebus* Fisch. (Coleoptera-Bruchiidae) и их связь с *Nitraria*. В кн.: Президенту Академии наук СССР акад. Владимиру Леонтьевичу Комарову. М.; Л., Изд. АН СССР. — Н е в с к и й С. А. (1937). Материалы к флоре

Кугитанга и его предгорий. Тр. Бот. инст. АН СССР, 1, 4. Л. — Павлов Н. В., Липшиц С. Ю. (1934). Эскиз флористических элементов Сырдарьинского Каратау. Сов. бот., 1. Петров М. П. (1972). К систематике и географии селитряннок (*Nitraria* L.) Азии. В кн.: История флоры и растительности Евразии. Л., Наука. — Попов М. Г. (1927). Основные черты истории развития флоры Средней Азии. Бюл. Ср.-Аз. гос. унив., 15. Ташкент. — Попов М. Г. (1963). Основы флорогенетики. М., Изд. АН СССР. — Русанов Ф. Н. (1961). Изменчивость плодов Недзвецкой и некоторые моменты биологии ее в раннем возрасте. Тр. Ташк. гос. унив., 187. — Федченко Б. А. (1915). Заметки о новых и редких растениях. Изв. Бот. сада. Л., 15. — Черепанов С. К. (1973). Свод дополнений и изменений к «Флоре СССР» (тт. I—XXX). Л., Наука. — Яковлев Г. П. (1961). К систематике рода *Niedzwedzkia* В. Fedtsch. и трибы *Incarvilleae* (Endl.) Yakovl. семейства *Bignoniaceae* Pers. Бот. материалы Гербария Бот. инст. АН СССР, 21. — Bureau E. (1864). Monographie de *Bignoniaceae*. Paris. — Burger D. (1972). Seedlings of some tropical trees and shrubs, mainly of South East Asia. Wageningen. — Czapodi V. (1969). Keimlingsbestimmungsbuch der Dikotyledonen. Budapest Akad. Kiado. — Grierson A. J. C. (1961). A revision of the genus *Incarvillea*. Not. Royal Bot. Garden, Edinburgh, 23. — Hiskel R. (1914). Graines et plantules des arbres et arbustes. Versailles. — Lubbock I. (1892). On seedlings. London. — Marloth K. (1932). Flora of South Africa, 3. — Melchior H. (1964). Syllabus. Bd. 2, Berlin. — Neubauer H. F. (1960). Beobachtungen an Bignoniaceen-Blättern. Flora, 148, 3. Jena. — Noble I. C., Whalley R. D. B. (1978). The biology and autecology of *Nitraria* L. in Australia. Austral. J. Ecol., 3, 2. — Schumann R. (1895). *Bignoniaceae*. Pflanzenfam., 4, 3B. — Stapf O. (1895). *Peda-liaceae*. Pflanzenfam., 4, 3B.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 3 VI 1980.

S U M M A R Y

The problems in the origin of the flora of the arid zone of the Middle Asia are discussed. With the reference to the analysis of the systematic position and the genesis of the genera *Nitraria*, *Niedzwedzkia*, and some others, the gondwanian and southafrican affinities of these genera are established. The conclusions have been proved by the entomologists, who studied the genesis of the beetles of the genus *Rhaebus*, parasitizing on the species of the genus *Nitraria* and connected in their origin with the ancient continent Gondwana. The flora of the Middle Asian plain deserts is reported to have been formed heterogeneously with frequent participation of the original elements (the species of the genera *Astragalus*, *Ammodendron*, *Calligonum* and some others), as well as of the genera, which in their genesis tend towards South Africa (the genera *Cleome*, *Aristida*, *Asparagus*).

УДК 581.8.582.52/.227

Г. Г. Оганезова

ОБ АНАТОМИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЕ ПЛОДА
И СЕМЕНИ НЕКОТОРЫХ *LILIACEAE* В СВЯЗИ
С СИСТЕМАТИКОЙ СЕМЕЙСТВА. II. *SCILLOIDEAE*

G. G. O G A N E Z O V A. ON THE ANATOMICAL STRUCTURE OF SEED AND FRUIT OF SOME
LILIACEAE IN CONNECTION WITH THE SYSTEMATICS OF THE FAMILY. II. *SCILLOIDEAE*

Сравнительно-анатомическое исследование в онтогенезе плодовой и семенной оболочек в подсем. *Scilloideae* выявило участие нуцеллуса в формировании семенной кожуры, что является характерной особенностью подсемейства и подтверждает необходимость его выделения из *Lilioideae* s. l. Также выявлена специфичность структуры семенной кожуры для каждого рода, что позволило автору согласиться с выделением родов *Hyacinthoides*, *Brimeura*, *Galtonia*, *Hyacinthus* и *Hyacinthella*. В то же время, по нашим данным, *Scilla atropatana* должна оставаться в составе рода *Scilla*, а род *Leopoldia* рассматривается нами как подрод рода *Muscari*.

Настоящая работа является продолжением исследования плодов и семян лилейных. В первой публикации (Оганезова, 1980) изложены современное состояние вопроса и основные принципы исследования. Главной задачей нашего изучения лилейных является установление четких границ и эволюционных отношений между подсемействами и, возможно, семействами в группе растений, объединяемых в *Liliaceae* s. l. В настоящей статье мы приводим результаты исследования характерных для подсем. *Scilloideae* особенностей плодов и семян, изученных в онтогенезе, начиная с цветка, т. е. с завязи, до зрелого плода и семени. Кроме того, из-за сложной родовой синонимии мы были невольно вовлечены в дискуссию о границах родов в группе *Scilla—Hyacinthus—Muscari—Bellevallia*.

Данные по исследованному материалу (место и время сбора, стадия зрелости) приводятся в таблице.

Результаты исследования

Для представителей подсем. *Scilloideae*, так же как для представителей подсем. *Lilioideae*, характерен плод трехгнездная коробочка с угловой плацентацией семязачатков. Общее число семязачатков в плоде значительно меньше (около 30), чем у *Lilioideae* (от 120 до 180); семязачатки и зрелые семена сцилловых имеют яйцевидную или почти шаровидную форму.

Scilla L. Проводящие пучки в завязи прелесок (84, 176, 330¹) располагаются сходно с проводящими пучками представителей подсем. *Lilioideae*, но с некоторыми отличиями (рис. 1, А). Щели на границе срастания плодолистиков в перегородках завязи всегда развиты. Они специализированы как септальные нектарники. Стенка завязи состоит (рис. 1, Б) из изодиаметрических клеток наружной эпидермы со слегка утолщенными оболочками; основная паренхима — из 8—10 рядов рыхлой ткани, межклетники очень крупные, иногда образуются схизогенные полости. Выстилающая эпидерма представлена узкими тангентально вытянутыми клетками. Общий тип завязи рода *Scilla* опи-

¹ Здесь и далее в каждом описании даны приведенные в таблице номера изученных образцов.

Вид	Коллекционный номер	Место сбора; коллектор	Время сбора	Стадия зрелости *
<i>Scilla rosenii</i> C. Koch	176	АрмССР, Амасийский р-н. Арпа-лич, между Гюлиджа и Кузикенд; Г. Оганезова	8 VII 1978	ц; ндз, дзр зр пл
<i>S. armena</i> Grossh.	153	АрмССР, Азизбековский р-н, между Заритах и Мартирос; Э. Габриэлян	7 VI 1978	дзр пл
	84	Участок армянской флоры БИН АН АрмССР, Ереван; Н. Мирзоева	28 IV 1978	ц; ндзр пл
<i>S. caucasica</i> Misch.	81	АрмССР, Мегринский р-н, Бугаляр; Э. Габриэлян	13 IV 1978	дзр пл
	330	АрмССР, Мегринский р-н, Бугаляр; Г. Оганезова	13 V 1979	ц; ндзр, дзр пл
<i>S. sibirica</i> Haw.	76	Из коллекций БИН АН СССР, Ленинград; М. Тихонова	10 V 1978	ндзр пл
	76a	То же	30 V 1978	дзр пл
	475	Франция, Лимож		зр с
<i>S. bifolia</i> L.	522	РСФСР, Ставрополь		» »
	445	УССР, Львовская обл., Трускавец, ЛЕ; К. Игошин	1930 г.	» »
	446	УССР, Крым, Судак, по пути от Щebetовки, гора Эчкидаг, ЛЕ, № 994	24 IV 1972	» »
<i>S. atropatana</i> Grossh.	514	РСФСР, Ставрополь		зр с
	435	АрмССР, Мегринский р-н, окр. Агарака, ЕРЕ, № 111 247, № 111 246; Э. Габриэлян	20 III 1978	» »
<i>S. litardierei</i> Breist. et Kitch. (= <i>S. pratensis</i>)	213	Великобритания, Манчестер		» »
<i>S. peruviana</i> L.	474	Франция, Лимож		» »
	509	Италия, Флоренция		» »
	512	Швейцария, Невшатель		» »
<i>S. autumnalis</i> L.	437	УССР, Крым, окр. Мисхора, ЕРЕ, № 32 304; Э. Габриэлян	5 IX 1960	дзр с
<i>Puschkinia scilloides</i> Adams	484	РСФСР, Москва		зр с
	21	Участок армянской флоры БИН АН АрмССР, Ереван; Н. Мирзоева	26 VI 1978	ц; ндзр пл
	82	То же	21 IV 1978	ндзр пл
	82a	» »	6 V 1978	дзр пл
	130	АрмССР, Сисианский р-н, окр. Ахлатян, гора Габн; В. Манакян	15 V 1979	ц; ндзр пл
	167	АрмССР, Мегринский р-н, Таштунский перевал; Г. Оганезова	10 VI 1978	ц; ндзр, дзр пл
<i>Chionodoxa gigantea</i> Whitt.	249	ГДР, Берлин-Далем		зр с
<i>C. luciliae</i> Boiss.	520	РСФСР, Ставрополь		» »
	469	Франция, Руан		» »
	515	РСФСР, Ставрополь		» »
<i>Hyacinthus orientalis</i> L.	275	Культурное	30 III 1979	ц; ндзр пл
<i>H. litwinowii</i> Czerniak.	370	ТССР, Центральный Копетдаг, близ перевала Арваз, ТАК; Гнездило	1933 г.	зр с
	449	ТССР, Центральный Копетдаг, местечко Прохладное, АШН; Е. Гудкова	13 IV 1958	» »
<i>H. transcaspicus</i> Litv.	448	ТССР, Центральный Копетдаг, близ вершины Чапандаг, Коша-Чешме, АШН; М. Курбандырдыев	2 VI 1962	» »

* Принятые сокращения: ц — цветки, пл — плоды, с — семена, ндзр — недозрелые, дзр — дозревающие, зр — зрелые.

Вид	Коллекционный номер	Место сбора; коллектор	Время сбора	Стадия зрелости *
<i>Hyacinthoides hispanica</i> Rothm. (= <i>Scilla hispanica</i> , <i>S. campanulata</i> , <i>Endymion hispanica</i>)	214	Великобритания, Манчестер		зр с
	236	ГДР, Берлин-Далем		» »
	301	Бельгия, Гент		» »
	444	Sierra da Nieve, p. Wrevi, LE; M. Winker		» »
	495	Нидерланды, Дельфт		» »
	511	Швейцария, Невшатель		» »
<i>H. non scripta</i> Garcke	468	Франция, Руан		» »
» »	510	Швейцария, Невшатель		» »
<i>H. italica</i> Chouard (= <i>Scilla italica</i>)	473	Франция, Лимож		» »
	513	Швейцария, Невшатель		» »
<i>Brimeura amethystina</i> Salisb. (= <i>Hyacinthus amethystinus</i>)	430	Великобритания, Манчестер		» »
<i>B. amethystina</i> f. <i>alba</i>	493	Великобритания, Шотландия, Данди		» »
<i>B. amethystina</i> mixed f.	493a	То же		» »
<i>B. amethystina</i>	517	ФРГ, Тюбинген		» »
<i>Galtonia candicans</i> Decne. (= <i>Hyacinthus candicans</i>)	241	ГДР, Берлин-Далем		» »
	518	ФРГ, Тюбинген		» »
<i>Hyacinthella leucophaea</i> (C. Koch) Schur	401	Румыния, Бухарест		» »
<i>Muscari caucasicum</i> (Griseb.) Baker	25	Участок армянской флоры БИН АН АрмССР, Ереван; Н. Мирзоева	26 VI 1977	дзр, зр пл
	31	АрмССР, Араратский р-н, окр. Веди, гора Кетуз; Г. Оганезова	15 VI 1977	ц; ндзр пл
	41	АрмССР, Араратский р-н, Кара-гел; Г. Оганезова	18 VI 1977	ц
	294	АрмССР, Араратский р-н, окр. Асни, гора Гомахл; Г. Оганезова	20 IV 1979	ц; ндзр пл
	359	АрмССР, Сисианский р-н, окр. Аравус, ЕРЕ, № 87 189; А. Погосян	8 VII 1966	зр с
<i>M. tenuiflorum</i> Tausch	30	АрмССР, Араратский р-н, окр. Веди, гора Кетуз; Г. Оганезова	15 VI 1977	дзр, зр пл
<i>M. szovitsianum</i> Baker	54	Участок армянской флоры БИН АН АрмССР, Ереван; Н. Мирзоева	10 VII 1977	зр пл
<i>M. atropatanum</i> Grossh.	357	АрмССР, Араратский р-н, окр. Асни, гора Гомахл; Г. Оганезова	20 IV 1979	ц; ндзр пл
	358	Участок армянской флоры БИН АН АрмССР, Ереван; Н. Мирзоева	10 VII 1977	зр пл
<i>M. botryoides</i> (L.) Mill.	241	Великобритания, Манчестер		зр с
<i>M. paradoxum</i> (Fisch. et Mey.) C. Koch	245	То же		
	360	АрмССР, Новобаязедский уезд, пастбище Дали-Кардаш, ЕРЕ, № 18 361; А. Магакян	30 VII 1926	» »
	360a	АрмССР, Ахтала, ЕРЕ, № 31 748; П. Ярошенко	30 VII 1945	» »
<i>Belle valia albana</i> Woronow	183	Участок армянской флоры БИН АН АрмССР, Ереван; Н. Мирзоева	10 VII 1977	зр пл

Вид	Коллекционный номер	Место сбора, коллектор	Время сбора	Стадия зрелости *
	184	АрмССР, Вединский р-н, Горован, ЕРЕ, № 112 262; Я. Мулкиджанян	15 V 1968	зр с
<i>B. speciosa</i> Woronow	292	АрмССР, Арабатский р-н, окр. Асни, гора Гомахл; Г. Оганезова	20 IV 1979	ц; ндзр, дзр пл
<i>B. longistyla</i> (Misch.) Grossh.	28	Участок армянской флоры БИН АН АрмССР, Ереван; Н. Мирзоева	15 VI 1977	дзр пл
	28a	То же	10 VII 1977	зр пл
<i>B. pycnantha</i> (C. Koch) Losinsk.	361	АрмССР, Зангезурский уезд, окр. Борисовки, ЕРЕ, № 18 196; В. Агабабов, Г. Калантаров	27 VII 1926	зр с
<i>B. dubia</i> Reichenb. (= <i>Hyacinthus dubius</i>)	305	Польша, Вроцлав		» »
<i>B. romana</i> Reichenb. (= <i>Hyacinthus romanus</i>)	304	Польша, Познань		» »
<i>Alrawia bellii</i> Persson et Wendelbo (= <i>Bellevalia dichroa</i>)	453	Иран, Тегеран		» »
<i>Camassia quamasn</i> (Pursh) Greene	122	Оранжерея БИН АН СССР, ЛЕ	25 VII 1949	ндзр пл
<i>C. hyacinthina</i> Palm et Steyerl.	250	ГДР, Берлин-Далем		зр с
<i>C. cusickii</i> Wats.	496	Нидерланды, Дельфт		» »
<i>Ornithogalum tempkyanum</i> Freyn et Sint.	71	АрмССР, гора Арагац, Нор-Амберд, ЕРЕ, № 109 094; Э. Габриэлян	9 VII 1966	зр с
	364	То же	9 VII 1966	» »
<i>O. montanum</i> Cyr.	155	АрмССР, Мегринский р-н, окр. Калера, гора Байбугян, ЕРЕ, № 78 325; Я. Мулкиджанян	17 VII 1958	» »
	366	То же		
	369	Участок армянской флоры БИН АН АрмССР, Ереван; Н. Мирзоева	10 V 1977	ц; ндзр пл
<i>O. sigmoideum</i> Freyn et Sint.	160	АрмССР, Мегринский р-н, Таштунский перевал; Г. Оганезова	10 VI 1978	» »
	363	АрмССР, Кафанский р-н, гора Хуступ, ЕРЕ, № 78 056; А. Еленевский	9 V 1958	зр с
<i>O. ponticum</i> Zahar.	368	Участок армянской флоры БИН АН АрмССР, Ереван; Н. Мирзоева	26 VI 1978	ндзр пл
	367	АрмССР, Котайкский р-н, гора Гадис, ЕРЕ, № 362 233; А. Тахтаджян	15 VI 1967	зр с
<i>O. brachystachys</i> C. Koch	364	АрмССР, Арабатский р-н, Хосровский заповедник, ЕРЕ, № 109 122; Э. Назарова	23 VI 1966	» »
<i>O. pyramidale</i> L.	471	Франция, Лимож		» »
	516	Югославия, Загреб		» »
<i>O. nutans</i> L.	472	Франция, Лимож		» »

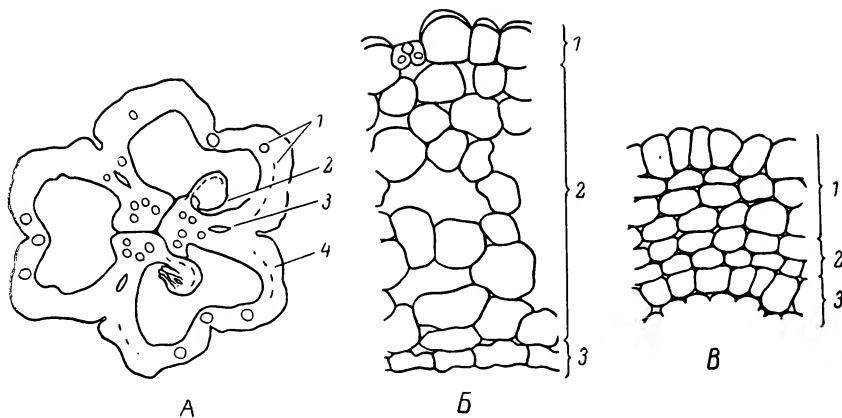


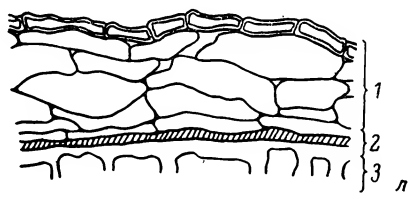
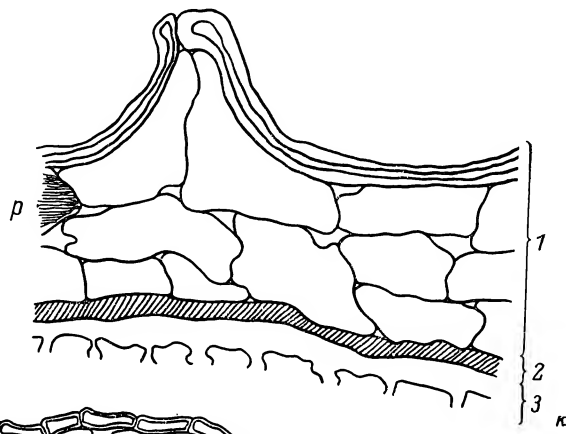
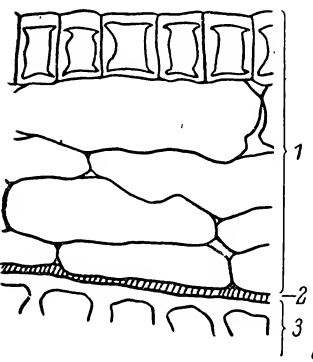
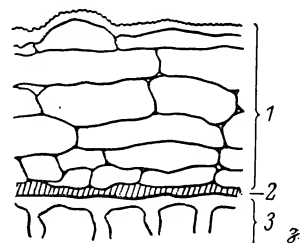
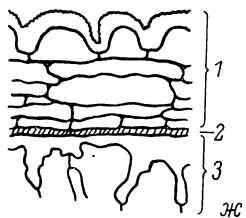
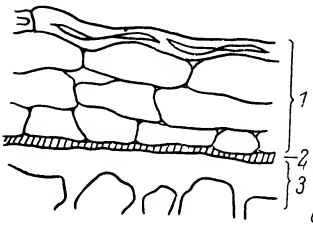
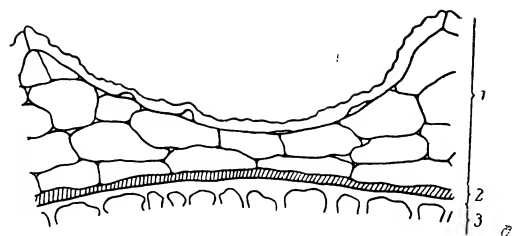
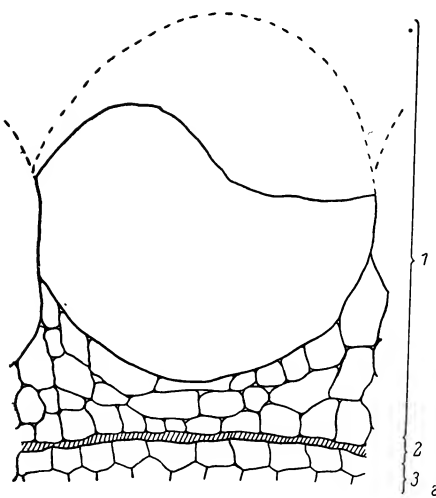
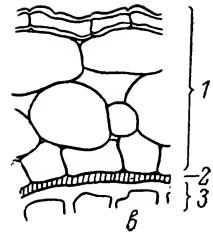
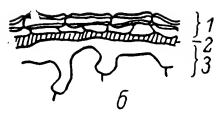
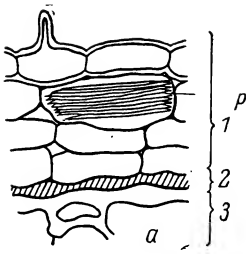
Рис. 1. Схема строения завязи (А), строения стенки завязи (Б) и покровов семязачатка (В) рода *Scilla*.

А: 1 — проводящие пучки, 2 — семязачаток, 3 — септальный нектарник, 4 — стенка завязи; увел. 12.25.
Б: 1 — наружная эпидерма, 2 — основная паренхима, 3 — выстилающая эпидерма; увел. 70. В: 1 — первый (наружный) интегумент, 2 — второй (внутренний) интегумент, 3 — нуцеллус, увел. 140.

сан в работе М. И. Савченко и Г. А. Комар (1965). В процессе созревания плода в стенке происходят следующие изменения: на выстилающей эпидерме появляются сосочковидные выпячивания, основная паренхима начинает терять содержимое и частично разрушается с образованием полостей (81, 84, 153, 176, 330). В зрелом плоде хорошо сохраняются наружная и выстилающая эпидермы, стенки которых утолщаются; основная паренхима обычно сохнет. Механизм вскрытия плодов рода *Scilla* и других родов *Scilloideae* такой же, как у большинства представителей *Lilioideae*: мелкоклеточная паренхима в районе центрального проводящего пучка в стенке каждого гнезда завязи раньше остальных клеток основной паренхимы теряет содержимое и приобретает способность к расслаиванию подобно отделительной ткани.

Семязачаток у рода *Scilla* состоит из двух интегументов (рис. 1, В). Первый интегумент представлен 3—4 слоями изодиаметрических довольно крупных клеток (в области проводящего пучка число слоев увеличивается до 7—8). Второй интегумент состоит из двух слоев тангентально вытянутых клеток, к которым примыкает один ряд клеток нуцеллуса. В процессе созревания семени клетки наружной эпидермы первого интегумента кавказских видов рода *Scilla* (за исключением *S. atropatana*, 76, 81, 176, 330) образуют волосковидные папиллы. Основная паренхима первого интегумента несколько разрастается в тангентальном направлении. Клетки второго интегумента некоторое время после оплодотворения не претерпевают особых изменений, а примыкающие к ним клетки нуцеллуса значительно увеличиваются в размерах. Сохранение и разрастание клеток нуцеллуса в оплодотворенном семязачатке указывают на его участие в онтогенезе семенной кожуры. Выяснение функции нуцеллуса — вопрос отдельного исследования. Мы предполагаем, что она может быть подобна функции второго интегумента у представителей подсем. *Lilioideae*, на что указывает одинаковый характер разрастания клеток.

Для зрелых семян изученных видов рода *Scilla* характерны два типа структуры семенной кожуры. Первый тип свойствен более мезофильным видам пролески, которые, согласно Е. В. Мордак (1971, 1979а), относятся к секции *Scilla* подрода *Scilla* (84, 153, 176, 330, 445). Здесь наружная эпидерма первого интегумента представлена удлиненными в тангентальном направлении узкими клетками со слегка утолщенными стенками и папиллами (рис. 2, а). Основная паренхима также тангентально вытянутая, рыхлая. В образцах из старых гербарных сборов из-за тонкостенности всех слоев основная паренхима сильно сминается (рис. 2, б). Второй интегумент и нуцеллус также сминаются до бесклеточного состояния, образуя кутикулоподобную пленку, подстилающую первый интегумент. Это наблюдение уточняет данные F. Netolitzky (1926) о том, что у лилейных внутренние слои первого интегумента и второй интегумент не поглощаются, а лишь сжимаются и спаиваются с соседними слоями. Мнение



Netolitzky относительно такого направления онтогенеза семенной кожуры лейных разделяет и К. В. Каменский (1931). Все слои семенной кожуры данных видов рода *Scilla* бесцветные или желтоватые.

Второй тип семенной кожуры характерен для *S. atropatana* (435) из секции *Atropatanae* того же подрода (Мордак, 1971) и *S. litardierei* (213), *S. peruviana* (474, 509, 512) из подрода *Petranthe* (McNeill, 1980). Первый интегумент не сминается (рис. 2, *е*), тангентально вытянутые тонкостенные клетки наружной эпидермы заполнены темно-коричневыми дубильными веществами, и ее клеточная структура плохо различима. Без специальной обработки жавелевой водой этот слой можно принять за утолщения наружных стенок субэпидермального слоя, который у этих видов более крупноклеточный, чем остальные слои основной паренхимы. Следует отметить также выделяющийся своей относительной мелкоклеточностью слой внутренней эпидермы первого интегумента. Второй интегумент и нуцеллус сминаются в кутикулоподобную пленку. Структура семенной кожуры в зрелых семенах *S. autumnalis* (подрод *Prospero*, по McNeill, 1980) очень похожа на второй из наблюдаемых нами для *Scilla* типов семенной кожуры (484), тогда как взятые из гербария незрелые семена из-за отсутствия в клеточных стенках дубильных веществ имели бесцветную и смятую семенную кожуру, сходную с первым типом (437).

Таким образом, различия между двумя типами семенной кожуры у представителей рода *Scilla* появляются на самых последних этапах ее формирования и связаны с визуально наблюдаемыми химическими изменениями клеточных стенок. Структурных различий между этими типами нет. Эндосперм у всех видов рода *Scilla* представлен толстостенной с порами на стенках тканью, многочисленные слои которой со всех сторон окружают зародыш.

У мирмекохорных видов рода *Scilla* придаток в основании семени близ рубчика (ариллоид) составлен тонкостенной рыхлой паренхимой, среди клеток которой встречаются идиобласты с рафидами, обычно редкие в основном покрове семени. Имеется много работ, в которых подробно освещаются морфология и другие особенности семенных придатков сцилловых. Из них следует отметить работы R. Sernander (1906), посвященные морфологии семенных придатков, серию статей Г. А. Комар (1973, 1974, 1978), в которых подробно освещаются не только морфология различных типов данных образований, но и характер их формирования. Систематические работы F. Speta (1971, 1972, 1976) по родам *Scilla* и *Chionodoxa* во многом основаны на изучении семенных придатков. Существование такой обстоятельной литературы по ариллусам и ариллусоподобным образованиям у сцилловых дает нам возможность не останавливаться на этом признаке у родов *Chionodoxa*, *Puschkinia*, *Hyacinthus*.

Puschkinia Adams. Олиготипный род. При большом сходстве в структуре плода и семени с родом *Scilla* у рода *Puschkinia* есть ряд особенностей (130, 167): основная паренхима завязи очень рыхлая и процесс образования полостей в стенке завязи начинается на более ранних стадиях развития плода, чем у рода *Scilla*, выстилающая эпидерма завязи без сосочковидных выпячиваний. Отличительной особенностью интегументов семязачатка у рода *Puschkinia* являются 4 слоя клеток первого интегумента, причем наружная эпидерма выделяется сравнительно крупными, изодиаметрическими клетками, тогда как основная паренхима и второй интегумент представлены более мелкими, тангентально вытянутыми клетками. Остатки нуцеллуса примыкают к интегументу. При дальнейшем развитии (82, 130, 167) наружная эпидерма первого интегумента сильно разрастается в тангентальном направлении, ее клеточные стенки немного утолщаются, основная паренхима разрастается в изодиаметрические клетки, почти лишенные межклетников; клетки второго интегумента и нуцеллуса претерпевают те же изменения, что и у представителей рода *Scilla*. В дозревающем семени (21, 82, 167) клетки наружной эпидермы первого интегумента превраща-

Рис. 2. Строение покровов дозревающих (*е*) и зрелых (*а—в*, *д—л*) семян.

а — *Scilla armena*, *б* — *S. rosenii*, *в* — *S. atropatana*, *г, д* — *Puschkinia scilloides*, *е* — *Hyacinthus transcaspicus*, *ж* — *Muscari tenuiflorum*, *з* — *M. atropatanum*, *и* — *Bellevaia speciosa*, *к* — *Ornithogalum montanum*, *л* — *O. tempshanum*. 1 — первый интегумент, 2х — смятые слои второго интегумента и нуцеллуса, 3 — эндосперм; *р* — идиобласт с рафидами.

ются в очень крупные тонкие ослизняющиеся клетки (рис. 2, *з*), которые в полностью зрелых семенах теряют содержимое, их наружная клеточная стенка сплавляется с внутренней (рис. 2, *д*). Клеточные стенки основной паренхимы пропитываются дубильными веществами, приобретая коричневую окраску; второй интегумент и нуцеллус сминаются, образуя подобие кутикулярной пленки. В работе Sernander (1906) семенная кожура рода *Puschkinia* приводится как пример спермодермы, богатой жирными маслами. На этом основании Sernander называет спермодерму этого рода недифференцированным элайосомом. У изученного нами кавказского вида *P. scilloides* в зрелой семенной кожуре отсутствует какое-либо содержимое. Клетки эндосперма обычного для подсемейства типа.

Chionodoxa Boiss. Мы имели возможность исследовать только зрелое семя (249, 469, 515, 520), судя по структуре которого закономерности онтогенеза семенной кожуры у этого рода те же, что у рода *Scilla*. Число слоев первого интегумента около 3 (6—7 в области проводящего пучка). Наружная эпидерма первого интегумента представлена тангентально удлинненными клетками со слегка утолщенной наружной и верхней частями радиальных стенок, эпидерма покрыта кутикулой. Два слоя основной паренхимы представлены тонкостенными, довольно крупными обычно тангентально вытянутыми клетками. Клеточные стенки всех слоев окрашены в темный цвет, вероятно, пропитаны дубильными веществами. Остальные слои смяты в кутикулоподобную пленку. Клетки эндосперма обычного для сцилловых типа.

Hyacinthus L. Об объеме этого рода в современной литературе идет оживленная дискуссия, основные моменты которой изложены в заключительной части статьи. К сожалению, материал по зрелому семени *H. orientalis* отсутствовал, таким образом у нас не было образца типичной структуры семенной кожуры для рода *Hyacinthus* s. str. *H. litwinowii* и *H. transcaspicus* имели сходное строение спермодермы. Строение завязи гиацинта (275) сходно с ее строением у рода *Scilla*, отличается лишь числом проводящих пучков в стенке и перегородках завязи, большей толщиной стенки завязи (около 16 рядов клеток). Первый интегумент семязачатка представлен 4—5 слоями клеток, среди которых выделяются изодиаметрические клетки наружной и внутренней эпидермы, клетки основной паренхимы овальные; второй интегумент — из двух рядов утолщенных клеток, к которым примыкает нуцеллус.

Структура зрелого семени у *H. transcaspicus* и *H. litwinowii* очень сходная, но имеются небольшие различия. Первый интегумент представлен 4—5 слоями клеток, среди которых выделяются тангентально вытянутые, с утолщенными стенками клетки наружной эпидермы, причем у *H. transcaspicus* (448) клеточная полость практически неразличима, тогда как у *H. litwinowii* (370, 449) она выражена. Субэпидермальный слой представлен сравнительно крупными клетками. Внутренняя эпидерма отличается от основной паренхимы заметно более мелкими клетками. Второй интегумент, нуцеллус и эндосперм обычного для подсемейства типа. Клеточные стенки всех слоев окрашены в темно-коричневый цвет (рис. 2, *е*).

Hyacinthoides Medic. Мы использовали название рода, принятое I. Richardson во «Флоре Европы» (1980). Часть материала по роду *Hyacinthoides* была прислана под названием *Scilla* (214, 444, 473, 513), часть — как *Endymion* Dumort. (236, 468, 495, 510, 511). Исследование показало их идентичность и отличие от *Scilla* еще до ознакомления с синонимикой рода. Отличительной особенностью семенной кожуры рода является тангентально вытянутые клетки наружной эпидермы с таким сильным утолщением наружной стенки, что полость клетки практически отсутствует. Утолщение неравномерное, с поперечной штриховатостью, окрашено в темно-коричневый цвет. Три слоя основной паренхимы представлены тонкостенными тангентально вытянутыми клетками. Второй интегумент, нуцеллус и эндосперм обычного для подсемейства типа.

Briameura Salisb. Этот род выделен Salisbury в 1866 г. из рода *Hyacinthus*. Структура зрелого семени *B. amethystina* (430, 493, 493а, 517) при очень большом сходстве с его структурой у рода *Hyacinthoides* отличается характером утолщений стенок наружной эпидермы первого интегумента: сильно утолщенная темно-коричневая наружная стенка эпидермы с поперечной штриховатостью

заполняет полость клетки. Остальные слои клеток основной паренхимы тангентально вытянутые, с тонкими темно-коричневыми стенками. Второй интегумент, нуцеллус и эндосперм обычного для подсемейства типа. Мы не приводим рисунков семенной кожуры у этого и некоторых других родов, исследование которых ограничено изучением зрелой спермодермы, так как на собственном опыте убедились в возможности неправильного толкования некоторых тонкостей структуры без наблюдений в онтогенезе.

Galtonia Desne. Этот род выделен в 1880 г. J. Decaisne из рода *Hyacinthus*. Структура семени значительно отличается от таковой у вышеописанных родов (241, 518). Наружная эпидерма первого интегумента представлена изодиаметрическими или слегка тангентально вытянутыми клетками, наружная и боковые стенки которых равномерно утолщены. Утолщение стенок несильное, окрашено в светло-коричневый цвет. 3—4 слоя основной паренхимы бесцветные, тангентально вытянутые, несколько смятые. Второй интегумент и нуцеллус обычно смятые, хотя иногда местами сохраняются 2 ряда крупных тонкостенных клеток нуцеллуса. Эндосперм представлен тонкостенными клетками.

Hyacinthella Schur. Этот род выделен P. Schur в 1856 г. из рода *Hyacinthus*. Его видовой состав в понимании разных исследователей очень различается, *H. leucophaea* является типом рода. Этот вид (401) имеет своеобразную структуру семенной кожуры: наружная эпидерма первого интегумента с сильно утолщенными наружной и радиальными стенками, причем наружная стенка образует зубчатый выступ и покрыта какими-то мелкими пузырьвидными образованиями, происхождение которых осталось неясным. Остальные 3 слоя основной паренхимы представлены тонкостенными тангентально вытянутыми клетками. Второй интегумент, нуцеллус и эндосперм обычного для подсемейства типа.

Muscari Mill. Этот род выделен P. Miller в 1754 г. из рода *Hyacinthus*. При обычной для подсемейства структуре завязи ее характерной особенностью является то, что среди 7 слоев клеток встречаются идиобласты с рафидами, которые в процессе созревания плода исчезают: вероятно, как-то используются; кроме того, в стенке завязи появляются дополнительные латеральные пучки.

В семязачатке (31, 41) первый интегумент состоит из 5 (в области проводящего пучка из 10) слоев изодиаметрических клеток, второй — из 2 рядов несколько уплощенных клеток, к которым примыкают 2—3 ряда клеток нуцеллуса. В процессе созревания семени у *M. caucasicum* и *M. tenuiflorum* (31, 30) преимущественное развитие получает наружная эпидерма первого интегумента, клетки которой разрастаются, наружная стенка приобретает дугообразно изогнутую форму, тогда как клетки основной паренхимы сильно разрастаются в тангентальном направлении, среди них появляются идиобласты с рафидами. Клетки второго интегумента сохраняют первоначальную форму и размер, тогда как клетки нуцеллуса слегка разрастаются.

В зрелых семенах *M. caucasicum* и *M. tenuiflorum* (25, 359, 30) сохраняется сходная структура семенной кожуры, но заметно усиливается утолщение дуговидно изогнутой наружной стенки, причем утолщение неравномерное, из-за чего возникает мелкая волнистость на поверхности семени; все клетки заполнены темно-коричневыми дубильными веществами. Клеточные стенки основной паренхимы также окрашены в темный цвет, второй интегумент и нуцеллус сминаются, развивается толстостенный эндосперм (рис. 2, ж). Семенная кожура остальных исследованных видов рода *Muscari* (54, 211, 215, 357, 358) отличается от кожуры двух вышеописанных видов формой клеток наружной эпидермы первого интегумента. Обычно это более или менее уплощенные клетки с небольшой узкой полостью (рис. 2, з). Следует отметить, что среди таких клеток в эпидерме семян этой группы видов встречаются и более крупные, с серповидной клеточной полостью, они перемежаются обычными узкими клетками, образуя волнистую поверхность семени. Кроме того, для некоторых видов (*M. atropatanum*, *M. caucasicum* и особенно *M. tenuiflorum*) свойственна неравномерность утолщения наружной тангентальной стенки эпидермы. Таким образом, существует ряд переходных форм между исследованными двумя группами рода *Muscari*. *M. paradoxum*, который ряд авторов включают в состав рода *Bellevalia*, имеет типичную для рода *Muscari* структуру семенной кожуры.

Bellevallia Lapeyr. В 1808 г. этот род выделен F. Lapeyrouse из рода *Hyacinthus*. Структура и онтогенез плодовой оболочки этого рода такие же, как у рода *Muscari*. Что же касается семенной кожуры, то единственным, но всегда выдержанным отличительным признаком является структура эпидермы первого интегумента, которая выделяется своими крупными клетками еще в семязачатке. В незрелом семени намечается характерное утолщение ее клеточных стенок. В зрелых семенах наружная эпидерма представлена квадратными или прямоугольными клетками, у которых своеобразное утолщение стенок уже полностью сформировано (рис. 2, и). Все изученные образцы (28, 183, 184, 361) имели подобную структуру семенной кожуры, что помогло нам установить принадлежность видов *B. romana* и *B. dubia* к роду *Bellevallia* еще до обращения к специальной литературе (Feinbrun, 1938, 1940).

Alrawia Persson et Wendelbo. Этот род описан в 1979 г. K. Persson и P. Wendelbo на основании цитоморфологического исследования. *Alrawia bellii* имеет три синонима — *Scilla bellii*, *Bellevallia dichroa* и *Hyacinthella bellii*. По структуре семенной кожуры исследованный нами материал не имеет сходства с этими родами, но определенное сходство с родом *Hyacinthus*: наружная эпидерма первого интегумента представлена узкими сплюсненными клетками с небольшими утолщениями темноокрашенных стенок. Основная паренхима состоит из двух-трех слоев довольно крупных тангентально вытянутых клеток, последние два слоя основной паренхимы более мелкоклеточные, изодиаметрические. Второй интегумент, нуцеллус и эндосперм обычного для подсемейства типа.

Camassia (Pursh) Greene. Этот североамериканский род представляет интерес для сравнения с исследуемыми *Scilloideae*, так как имеет некоторое морфологическое сходство с родом *Scilla*. Для исследования использовался гербарный материал, поэтому судить о структуре завязи и семязачатков камассии можно только приблизительно (122). Расположение проводящих пучков такое же, как у родов *Muscari* и *Bellevallia*. Эпидерма стенки завязи с сосочковидно вытянутой наружной стенкой, в основной паренхиме есть идиобласты с рафидами. В семязачатке различаются многослойный первый интегумент и двуслойный второй. В структуре зрелого семени рода *Camassia* (250, 496) есть черты сходства с гиацинтом. Онтогенез семенной кожуры обычный для сцилловых, т. е. сохраняется только первый интегумент, второй интегумент и нуцеллус сминаются. Эпидерма представлена узкими тангентально вытянутыми клетками с несколько утолщенными стенками и небольшой клеточной полостью, заполненной темно-коричневым содержимым. Субэпидермальный слой состоит из очень крупных, прямоугольных клеток, за ними следуют 3—4 слоя тангентально вытянутых сравнительно мелких клеток, самые внутренние 3—4 слоя основной паренхимы еще более мелкие. Вся основная паренхима очень тонкостенная и слабо окрашена в коричневый цвет. Клетки эндосперма со слабым утолщением стенок, без пор.

Ornithogalum L. При сходстве в строении и онтогенезе оболочки плода птицемлечника с вышеописанными родами у него есть некоторые особенности, как, например, более густой протопласт в клетках наружной эпидермы стенки завязи, чем в клетках основной паренхимы. В семязачатке закладываются 3 или 4 слоя клеток первого интегумента и 2 слоя клеток второго интегумента, к которому примыкает один ряд клеток нуцеллуса. Развитие семенной кожуры происходит здесь также, как у остальных представителей *Scilloideae*, но с некоторыми характерными особенностями. У некоторых видов (368) процесс паренхиматизации основной ткани первого интегумента начинается с самых внутренних слоев, примыкающих ко второму интегументу, у других — в средних слоях основной паренхимы. У большинства исследованных видов наружная эпидерма в незрелых семенах представлена тангентально вытянутыми узкими клетками, но у некоторых видов (*O. montanum* и *O. nutans*) они сильно растягивались в радиальном направлении и в незрелых семенах были очень похожи на ослизняющиеся клетки. В процессе созревания семени клетки этого слоя теряют содержимое и сминаются (155, 472).

Зрелые семена видов рода *Ornithogalum* обладают двумя очень сходными типами семенной кожуры. Так, у *O. montanum* (рис. 2, к), *O. tempskyanum* и

O. nutans (71, 364, 366, 472) наружная эпидерма представлена удлинёнными в тангентальном направлении узкими клетками с утолщёнными стенками. У *O. tempskyanum* (рис. 2, а) эпидерма с хорошо заметной клеточной полостью; основная паренхима светло-коричневая и слегка смятая (364, 71), тогда как у *O. montanum* и *O. nutans* узкие клетки наружной эпидермы сминаются, потому их клеточная полость неразличима, слои же основной паренхимы темно-коричневые, несмятые. Таким образом, незначительные визуально наблюдаемые изменения химического состава стенок определяют вариации этого типа строения семенной кожуры. У остальных видов рода *Ornithogalum* (363, 364, 367, 471, 516) при изучении семени с поверхности эпидерма представлена овальными, не всегда правильной формы клетками с неравномерным утолщением наружной стенки, что определяет своеобразную ячеистую структуру поверхности каждой клетки. На поперечном срезе клеточная структура эпидермы из-за сильной пигментации практически неразличима, не заметны даже границы клеток. Только после обработки жавелевой водой выявляется сложная структура утолщений наружных стенок, похожая на структуру септированных волокон, и связанная с этой структурой неравномерная пигментация клеток. Своеобразно протекает у рода *Ornithogalum* развитие второго интегумента и нуцеллуса. Клетки нуцеллуса сохраняются примерно до середины онтогенеза спермодермы, затем элиминируются, тогда как узкие клетки второго интегумента сохраняются почти до полной зрелости семян и только тогда начинается процесс их сминания, так что зрелые семена птицемлечника имеют характерную подстилающую первый интегумент желтую полоску. Клетки эндосперма по сравнению с большинством исследованных родов более тонкостенные, пористые.

Обсуждение

Для представителей подсем. *Scilloideae* по сравнению с *Lilioideae* характерным является сохранение одного-двух слоев клеток нуцеллуса в течение некоторого времени после оплодотворения. При этом в отличие от представителей *Lilioideae* у *Scilloideae* клетки второго интегумента на ранних этапах онтогенеза почти не меняют первоначальной величины и формы. Но на последних этапах онтогенеза семенной кожуры к моменту созревания семени второй интегумент и нуцеллус сминаются в подобие кутикулярной пленки. Кроме того, для этой группы характерно развитие многослойного эндосперма, который безусловно принимает участие в защите зародыша. Мысль о том, что клетки эндосперма лилейных участвуют в защите зародыша, впервые была высказана еще в прошлом веке R. Marloth (1883) и M. Brandza (1891). К особенностям оболочки плода сцилловых следует отнести развитие септалных нектарников (Wunderlich, 1938; Dauman, 1970).

Таким образом, своеобразный онтогенез плода и семени четко отграничивает подсем. *Scilloideae* от подсем. *Lilioideae* (Оганезова, 1980), что подтверждает мнение К. Krause, (1930) и ряда других ученых, признающих выделение отдельного подсем. *Scilloideae*. Н. Huber (1969) в несколько ином объеме выделяет эту группу в отдельное сем. *Hyacinthaceae*.

Следует отметить, что морфологически четко отграниченные роды *Muscari* (большая часть видов), *Hyacinthus*, *Camassia*, *Ornithogalum* и *Alrawia* обладают сходным типом семенной кожуры, имея при этом ряд отличительных особенностей: различную толщину стенок и в соответствии с этим разные размеры клеточной полости наружной эпидермы первого интегумента, различный характер дифференциации клеток основной паренхимы, различную степень утолщений оболочек клеток.

Морфологически близкие роды *Hyacinthus*, *Hyacinthoides*, *Hyacinthella*, *Galtonia*, *Brimeura*, *Bellevalia* и *Muscari* интерпретировались К. Линнеем как единый род *Hyacinthus*. Его гетерогенность по сравнению с остальными родами *Scilloideae* стала очевидной, что вызвало необходимость выделения вышеперечисленных родов. Видовой состав родов *Hyacinthoides*, *Galtonia* и *Brimeura* более или менее ясен. Очень нечеткой остается граница родов *Hyacinthus* и *Hyacinthella*. Так, например, Р. Wendelbo с соавторами (Bentzer et al., 1974; Wendelbo, 1977; Persson, Wendelbo, 1979b) ограничивают род *Hyacinthus* тремя видами —

H. orientalis, *H. transcaspicus*, *H. litwinowii*, тогда как М. В. Баранова (1965) относит к гиацинту только *H. orientalis*, помещая *H. transcaspicus* и *H. litwinowii* в род *Hyacinthella*. Монограф рода *Hyacinthella* N. Feinbrun (1961) не признает эти виды в составе рода, тогда как Н. Б. Белянина и Г. М. Проскурякова (1978) возвращаются к широкой интерпретации рода *Hyacinthus*, включая в него все виды гиацинта и гиацинтника. Из-за отсутствия зрелых семян *H. orientalis* нам остался неясным тип семенной кожуры рода *Hyacinthus* s. str., но различия между исследованными видами *Hyacinthus* и *Hyacinthella* очевидны.

Исследования как подсем. *Scilloideae*, так и подсем. *Lilioideae* (Оганезова, 1980) убедили нас в том, что структура семенной кожуры — характерный признак и необходимое дополнение к критерию рода в изученных нами таксонах, поэтому нам кажется целесообразным сохранить все мелкие роды — *Chionodoxa*, *Hyacinthoides*, *Galtonia*, *Brimeura*, *Hyacinthus* и *Hyacinthella*, которые хорошо различаются по этому признаку.

В то же время у родов *Ornithogalum*, *Scilla* и *Muscari* существуют отклонения от общей для всего рода структуры семенной кожуры, на чем мы хотим остановиться подробнее. Зрелые семена всех исследованных видов рода *Ornithogalum* имеют однотипную структуру семенной кожуры, но есть различия в процессе ее формирования у разных видов. По онтогенезу все исследованные нами виды можно разделить на 3 группы: 1) *O. montanum* и *O. nutans*, у которых наружная эпидерма в незрелых семенах представлена ослизняющимися клетками, по мере созревания теряющими содержимое; 2) *O. tempskyianum*, эпидерма которого состоит из обычных тангентально удлинённых клеток с различной внутренней полостью и без сложных внутриклеточных структур; 3) все остальные виды, у которых неравномерная степень утолщения клеточной оболочки обусловила усложненную внутриклеточную структуру эпидермы. Можно ли оценить эти различия с точки зрения систематики? Большая часть исследователей рода, как отечественных (Крашенинников, 1935; Агапова, 1967, 1977, 1979), так и зарубежных (Feinbrun, 1941), придерживаются системы рода J. Baker (1873), по которой исследованные нами виды относятся к 3 под родам: *Ornithogalum* (*O. tempskyianum*, *O. montanum*, *O. sygmoideum*), *Beryllis* (*O. ponticum*, *O. pyramidale*, *O. brachystachys*) и *Myogalum* (*O. nutans*). С. Zahariadi (1962, 1965, 1977, 1980) в серии работ по птицемлечникам делит под род *Beryllis* на 2 под рода, а *Ornithogalum* — на 8 под родов, основываясь на целом ряде признаков, в частности на структуре интегументов семени. В нашем материале мы обнаружили некоторые несоответствия с этой системой рода. Так, например, ослизняющиеся клетки характерны как для *O. montanum* (под род *Oreogalum* Zahar.), так и для *O. nutans* (под род *Myogalum* (Link) Peterm.) и *O. gussonei* Ten. (под род *Hypogaeum* Zahar.); ячеистая структура поверхности наружной эпидермы характерна для представителей под рода *Beryllis* (Salish.) Baker (*O. brachystachys* и др.) и под рода *Ophyogalum* Zahar. (*O. sigmoideum*); простая структура клеток эпидермы характерна для представителей как под рода *Eustachys* Zahar. (*O. arcuatum* Stev.), так и под рода *Leptotesta* Zahar. (*O. tempskyianum*).

Таким образом, использование строения семенной кожуры для выделения новых под родов рода *Ornithogalum* нам представляется необоснованным.

Отличия в строении семенной кожуры *Scilla atropatana*, *S. litardierei* и *S. peruviana* от остальных исследованных видов рода *Scilla* нуждаются в серьезном обсуждении. В первоописании вида *S. atropatana* А. А. Гроссгейм сравнивал его с *S. pratensis* и *S. leucophylla*, позже он от этого отказался и считал азербайджанскую пролеску чрезвычайно своеобразной (цит. по: Мордак, 1971). Своеобразие этого вида подчеркнула и Е. В. Мордак (1971), поместив его в отдельную секцию. Ссылаясь на неопубликованные данные О. И. Захаревой, она писала о кариотипе *S. atropatana*, настолько отличном от кариотипа, характеризующего род *Scilla*, «что по одному этому признаку *S. atropatana* можно было бы выделить в отдельный род» (Мордак, 1971:1457). Строение семенной кожуры *S. atropatana* не дает нам оснований для выделения этого вида в отдельный род. Структурных отличий в спермодерме *S. atropatana* от остальных видов рода *Scilla* нет. Различия между ними лишь в том, что клеточные стенки первого интегумента у *S. atropatana* пропитаны дубильными веществами и потому сохраняются в несмятом состоянии. Этот признак скорее всего связан с экологиче-

ской специализацией: *S. atropatana* — вид из гораздо более сухих и освещенных мест, чем остальные кавказские виды пролески. Выделение этого вида в отдельную секцию, по нашему мнению, в достаточной мере отражает его обособленность в роде, тем более что строение его семенной кожуры не уникально для рода, а встречается и у других видов рода *Scilla*.

Это не противоречит выделению и сохранению родов *Hyacinthoides*, *Galtonia* и других, у которых есть не только визуально наблюдаемые изменения химической структуры клеточных стенок, что характерно для *Scilla atropatana*, *S. litardierei* и *S. peruviana*, но и целый ряд структурных различий в наружной эпидермисе семенной кожуры, дополняющих различия в макроморфологии этих родов.

Что же касается существования двух несколько различающихся типов семенной кожуры у видов рода *Muscari*, то эти два типа характеризуют две выделяемые систематиками группы: *Leopoldia* (*M. caucasicum*, *M. tenuiflorum*) и *Muscari* (все остальные из исследованных нами видов). Ряд систематиков (Heldreich, 1878; Лозина-Лозинская, 1935; Кузнецова, 1965; Garbari, 1967, 1969; Garbari, Greuter, 1970) признают отдельный род *Leopoldia* Parl. Но различия между отмеченными двумя типами семенной кожуры у исследованных видов рода *Muscari* s. l. не структурные, и между этими типами существуют переходные формы, что позволяет нам присоединиться к P. Davis и D. Stuart (1980) и Е. В. Мордак (1979б), рассматривающих эти виды в объеме рода *Muscari* в ранге отдельного подрода.

Анализ результатов исследования семенной кожуры и плодовой оболочки в подсем. *Lilioideae* s. str. (Оганезова, 1980) и *Scilloideae* дает возможность сделать вывод, что специфика развития семенной кожуры позволяет не только четко определить границы этих подсемейств, но и с достаточной точностью ограничить отдельные роды; она отражает также существующие внутриродовые деления. Структура семенной и плодовой оболочек должна безусловно стать важной составной частью критерия рода в этих группах лилейных.

ЛИТЕРАТУРА

- Агапова Н. Д. (1967). Цитосистематическое исследование кавказских представителей рода *Ornithogalum* L. Автореф. канд. дис. Л. — Агапова Н. Д. (1977). Цитосистематическое исследование европейских представителей рода *Ornithogalum* L. (сем. *Liliaceae*) флоры СССР. Бот. ж., 62, 7. — Агапова Н. Д. (1969). Род *Ornithogalum*. В кн.: Флора европейской части СССР, 4. Л., Наука. — Баранова М. В. (1965). Гиацинт (систематика, сорта, морфогенез, культура). М.; Л., Наука. — Белянина Н. Б., Проскурякова Г. М. (1978). К систематике туркменских гиацинтов. Научн. докл. высш. школы, Биол. науки, 1. — Каменский К. В. (1931). Морфолого-анатомические особенности семян сорно-полевых *Liliaceae* — лилейных и *Iridaceae* — касатиковых. Тр. прикл. бот., ген. сел., 25, 4. — Комар Г. А. (1973). Ариллоиды некоторых видов *Scilla*. Бот. ж., 58, 10. — Комар Г. А. (1974). Ариллус представителей рода *Chionodoxa*. Бот. ж., 59, 11. — Комар Г. А. (1978). Ариллусы и ариллусоподобные образования у некоторых *Liliales*. Бот. ж., 63, 7. — Крашенинников И. М. (1935). Род *Ornithogalum* L. В кн.: Флора СССР, 4. М.; Л., Изд. АН СССР. — Кузнецова Г. О. (1965). Леопольдия — *Leopoldia* Parl. В кн.: Визначник рослин України. Київ. — Лозина-Лозинская А. С. (1935). Род *Leopoldia* Parl. В кн.: Флора СССР, 4. М.; Л., Изд. АН СССР. — Мордак Е. В. (1971). Виды рода *Scilla* Советского Союза. II. Систематика и география. Бот. ж., 56, 10. — Мордак Е. В. (1979а). Род *Scilla*. В кн.: Флора европейской части СССР, 4. Л., Наука. — Мордак Е. В. (1979б). Об идентификации видов рода *Muscari* Mill. подрода *Leopoldia* (Parl.) Peterm. в Крыму. Нов. сист. высш. раст., 16. — Оганезова Г. Г. (1980). Об анатомической структуре плода и семени некоторых лилейных в связи с систематикой семейства *Lilioideae* s. str. Биол. ж. Армении, 5. — Савченко М. И., Комар Г. А. (1965). Морфология семян некоторых однодольных. В кн.: Морфология цветка и репродуктивный процесс у покрытосеменных растений. М.; Л., Наука. — Baker J. G. (1873). Revision of the genera and species *Scilleae* and *Chlorogaleae*. Linn. Soc. J. Bot., 13. — Bentzer B., Bothmer R., Wendelbo P. (1974). Cytology and morphology of the genus *Hyacinthus* L. s. str. (*Liliaceae*). Bot. Not. (Lund.), 127, 297. — Brandza M. (1891). Développement des téguments de la graine. Rev. Gén. Bot., 3. — Dauman E. (1970). Das Blütennektarium der Monocotyledonen unter besonderes Berücksichtigung seiner systematischen und phylogenetischen Bedeutung. Fed. Rep., 80, 463. — Davis P. H., Stuart D. C. (1980). *Muscari* Mill. In: Flora Europaea, 5. Cambridge. — Feinbrun N. (1938). A monographic study on the genus *Bellevia* Lapeyr. Palest. J. Bot., Jer ser., 1, 4. — Feinbrun N. (1941). The genus *Ornithogalum* in Palestine and neighbouring countries. Palest. J. Bot., Jer. ser., 2, 1940. — Feinbrun N. (1961). Revision of genus *Hyacinthella*

Schur. Bul. Res. Council Israel, 10, bot., sec. D. — Garbari F. (1967). Sul rango tassonomico di *Leopoldia* Parl., *Muscarimia* Kostel., *Muscari* Mill. Giorn. Bot. Ital., 101, 300. — Garbari F. (1969). Nuove osservazioni citologiche sui generi *Muscari* e *Leopoldia*. Giorn. Bot. Ital., 103, 1. — Garbari F., Greuter W. (1970). On the taxonomy and typification of *Muscari* Mill. (*Liliaceae*) and allied genera, and typification of generic names. Taxon, 19, 3. — Heldreich van Th. (1878). Über die Liliaceen — Gattung *Leopoldia* und ihre Arten. Bul. Soc. Nat. Moscou, 53, 1. — Huber H. (1969). Die Samenmerkmale und Verwandtschaftsverhältnisse der Liliifloren. Mitt. Bot. Staatssaml., 8, 219, München. — Krause K. (1930). *Liliaceae*. In: Engler und Prantl. Die natürlichen Pflanzenfamilien, 15a. — Marloth R. (1883). Ueber mechanische Schutzmittel der Samen gegen schädliche Einflüsse von aussen. Engler's Bot. Jahrb., B. IV. — McNeill J. (1980). Genus *Scilla* L. In: Flora Europaea, 5. Cambridge. — Netolitzky F. (1926). Anatomie der Angiospermen-Samen. Handb. der Pfl.-Anat., II, Abt. 2, Teil B. — Persson K., Wendelbo P. (1979a). The artificial hybrid *Hyacinthus orientalis* × *transcaspicus* (*Liliaceae*). Bot. Not. (Lund), 132, 207. — Persson K., Wendelbo P. (1979b). *Alrawia*, a new genus of *Liliaceae* — *Scilloideae*. Bot. Not. (Lund.), 132, 201. — Richardson I. B. K. (1980). Genus *Hyacinthoides* Medicus (*Endymion* Dumort.). In: Flora Europaea, 5. Cambridge. — Sernander R. (1906). Entwurf einer Monographie der europäischen Myrmekochoren. Kungl. Svenska Vet. kapt. akad. Handl., 41, 7. — Speta F. (1971). Beiträge zur Systematik von *Scilla* (inklusive *Chionodoxa* Boiss.). Osterr. Bot. Zeitschr., 199, 6. — Speta F. (1972). Entwicklungsgeschichte und karyologie von Elaiosomen an Samen und Früchten. Naturk. Jahrb. Stadt. Linz, 18. — Speta F. (1976). Über *Chionodoxa* Boiss., ihre Gliederung und Zugehörigkeit zu *Scilla* L. Naturk. Jahrb. Stadt. Linz, 21. — Wendelbo P. (1977). Tulips and Irises of Iran and their relatives. Tehran. — Wunderlich R. (1938). Zur vergleichenden Embryologie der *Liliaceae* — *Scilloideae*. Flora, 32. — Zahariadi C. (1962). Caractères morphologiques, anatomiques et biologiques dans la taxonomie du genre *Ornithogalum*. Rev. Roum. Biol., 7. — Zahariadi C. (1965). Sous-genres et sections mésogéens du genre *Ornithogalum* et la valeur comparative de leurs caractères différentiels. Rev. Roum. Biol., 14. — Zahariadi C. (1977). Заметки о внутриродовой классификации рода *Ornithogalum* L. (*Liliaceae*). Бот. ж., 62, 11. — Zahariadi C. (1980). Genus *Ornithogalum* L. In: Flora Europaea, 5. Cambridge.

Ботанический институт АН АрмССР,
Ереван.

Получено 10 VI 1980.

S U M M A R Y

A comparative-anatomical study of fruit and seed coats in the subfamily *Scilloideae* in the ontogeny revealed the participation of the nucellus in the formation of seed coat, which is a characteristic feature of the subfamily and proves the necessity of distinguishing it from *Lilioideae* sensu Engleri. The seed coat structure was proved to be specific for each genus, and this allowed the author to accept the establishment of the genera *Hyacinthoides*, *Brimeura*, *Galtonia*, *Hyacinthella*, and *Hyacinthus*. At the same time, according to our data *Scilla atropatana* is to be remained as the member of the genus *Scilla*, whereas *Leopoldia* is to be considered as a subgenus of the genus *Muscari*.

УДК 581.524.44 : 633.2.02

Ю. В. Титов

ОПЫТЫ С ТРАНСПЛАНТАЦИЕЙ РАСТЕНИЙ В ЛУГОВЫЕ ФИТОЦЕНОЗЫ

YU. V. TITOV. EXPERIMENTS ON THE TRANSPLANTATION OF PLANTS INTO MEADOW
PHYTOCOENOSES

Изучена реакция 6 видов луговых растений, трансплантированных из питомников в удобряемое и неудобряемое мелкозлаково-разнотравное сообщество в стадии всходов, в ювенильном и генеративном возрастном состоянии. Основными факторами, определяющими состояние пересаженных особей, являются на удобряемом участке дефицит света в приземном слое пространства и периодический недостаток влаги в верхних горизонтах почвы, на неудобряемом — низкое плодородие почвы и высокая плотность заселения дернины. На фоне высоких доз минеральных удобрений возрастает роль ценотических отношений в приживаемости и развитии пересаженных растений.

Метод трансплантации растений давно применяется в экспериментальной геоботанике и фитоценологии. Достаточно вспомнить классические работы F. Clements (Clements et al., 1929) по трансплантации отдельных растений степных видов и дернин в различные сообщества прерий США, работы А. В. Прозоровского (1940) и А. П. Шенникова (1942) по пересадке дернин и замещающих друг друга видов в луговые сообщества речных пойм с разным уровнем увлажнения и плодородия почвы. Эти исследования сыграли большую роль в разработке ряда теоретических вопросов фитоценологии и прежде всего проблемы взаимных отношений растений в природных сообществах. В настоящее время метод трансплантации успешно применяется В. Г. Карповым с сотрудниками (Карпов, 1969; Карпов и др., 1973) с целью анализа факторов, определяющих синэкологические ареалы травянистых видов бореального и неморального комплексов темнохвойной тайги.

Метод трансплантации позволяет вводить в природные сообщества различные виды и по их реакции проводить индикацию условий экотопа и ценотических процессов. Достоинство метода состоит также в том, что он дает возможность вводить в ценозы особи известного возраста и возрастного состояния; это имеет особое значение при фитоценотических исследованиях в естественных травяных ценозах, где часто бывает невозможно не только определить возраст особи, но и выделить ее в натуре.

В настоящей работе метод трансплантации растений был применен с целью изучения реакции нескольких видов луговых растений в разном возрасте на введение их в удобряемые и неудобряемые луговые сообщества, а также для оценки роли факторов фитосреды в наблюдаемых эффектах и напряженности ценотических отношений на экспериментальных луговых участках. Работа представляет собой часть комплексных исследований реакции суходольных полидоминантных луговых сообществ на минеральные удобрения, выполненных в 1974—1978 гг. на стационаре Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР в Отрадном (Ленинградская обл.).

Описание растительности на участках и учет продуктивности травостоев выполнены совместно с В. Н. Макаревич, наблюдения за влажностью почв проведены совместно с В. Д. Друзиной и Е. Д. Мирошниченко.

Исследования проводили на злаках *Alopecurus pratensis* L., *Phleum pratense* L., *Dactylis glomerata* L., *Anthoxanthum odoratum* L. и двух видах сложноцветных — *Centaurea jacea* L., *Achillea millefolium* L. Растения выращивали на питомнике с суглинистой почвой в разреженных посадках с площадью питания для особи 25×25 см. Пересадку растений в луговые сообщества проводили в начале мая, в конце августа, в сентябре в фазе всходов (злаки в стадии 3—4 листа, василек луговой — одной пары розеточных листьев), ювенильных растений (злаки в стадии кушения на 1-м году жизни) и 2—3-летних особей — в генеративном возрастном состоянии, а тысячелистник обыкновенный — однолетними корневищными отпрысками. Посадки проводили рядами с междурядьями в 1 м и расстояниями в ряду 0.3 м для всходов и 0.9 для взрослых растений. Всходы высаживали под нож, взрослые особи — с комом земли в форме усеченной пирамиды, размеры которой по стороне основания и высоте были одинаковы и составляли 5, 10 и 15 см в зависимости от мощности растений каждого вида. Всходы метили этикетками, взрослые особи — алюминиевыми шпильками по углам дерновины. Контрольными к пересаженным являлись особи на питомнике, имеющие те же происхождение и абсолютный возраст; кроме того, их сравнивали с абorigенными растениями этих же видов в сообществах. Часть растений исследуемых видов пересаживали в пределах питомника, чтобы установить, как влияет пересадка на их состояние. Оказалось, что все виды, пересаженные в питомнике, растут и развиваются нормально, а душистый колосок и василек луговой даже лучше контрольных растений, очевидно, из-за удаления из зоны аутоксикации. С 1974 по 1976 г. пересажено около 450 растений. Растения высаживали на участок полидоминантного мелкозлаково-разнотравного сообщества, где были выделены 2 варианта: контрольный с однократным сенокошением и опытный с внесением минеральных удобрений (аммиачной селитры, суперфосфата и калийной соли) и двукратным скашиванием травостоя. Почва на участке дерново-подзолистая суглинистая. Годовая норма удобрений по действующему началу составила, в кг/га: в 1974 г. — $N_{300}P_{180}K_{240}$, а с 1975 г. — $N_{150}P_{90}K_{120}$. Удобрения вносили дважды в год: 60% нормы весной, с началом отрастания побегов у злаков, 40% — через 10 дней после основного укоса.

На контрольном участке отмечено около 60 видов цветковых растений, доминируют *Alchemilla monticola* Huds., *Centaurea jacea*, *Anthoxanthum odoratum*, *Agrostis tenuis* Sibth., *Festuca rubra* L., *Lathyrus pratensis* L.; имеется незначительная примесь *Alopecurus pratensis* и *Dactylis glomerata* (5—7% от общей массы травостоя). 50—60% массы травостоя составляет разнотравье, 20—35% — злаки, остальная часть — бобовые и осоки. Урожай сухой надземной массы в годы наблюдений колебался в пределах $150\text{—}280$ г/м². Проективное покрытие травостоем составляло 60, зелеными мхами — 80%. Высота травостоя до 70 см, основная его масса сосредоточена в слое 20 см от поверхности почвы.

На опытном участке уже на следующий год после внесения удобрений из травостоя выпали осоки, почти все бобовые, многие виды разнотравья, резко сократилось участие низовых злаков, исчез моховой покров. Число видов сократилось до 24 и в последующие годы сохранялось на уровне 20. К 1977 г. на участке сформировалось сообщество *Alopecurus pratensis* + *Dactylis glomerata* + *Phleum pratense* с незначительной примесью *Alchemilla monticola*, *Centaurea jacea* и *Poa pratensis* L. 80% массы травостоя составляли верховые злаки. Урожай надземной массы изменялся в центральный укос в пределах $500\text{—}860$, по отаве — $190\text{—}360$ г/м². Максимум урожая отмечен в 1975 г., в последующие два года наблюдалось его снижение из-за резкого сокращения числа видов и особей на единице площади, а затем — вновь повышение. Проективное покрытие травостоем 80%, высота до 150 см, основная его масса сосредоточена в слое 0—80 см.

Освещенность на контрольном участке в период максимального развития травостоя составляет на поверхности почвы 37, а на высоте 10 см — 50% освещенности открытого места. На опытном участке резко снижается приток солнечной радиации к поверхности почвы (до 5% от полной освещенности) и увеличивается до 40—45 см слой надпочвенного пространства с освещенностью ниже

50%. Вследствие увеличения листовой поверхности на удобряемом участке интенсивнее расходуется почвенная влага. Наблюдения за динамикой влажности с мая по август 1978 г. в слое почвы 0—20 см показали, что запасы влаги на удобряемом участке меньше, чем на контрольном. Различия в запасах влаги в верхних 10 см почвы на участках составляли за вегетационный сезон 20—45%. Таким образом, под влиянием удобрений в луговом сообществе улучшается режим минерального питания, но создаются предпосылки для конкуренции между растениями за свет и почвенную влагу.

Для изучения реакции растений, произрастающих в луговом сообществе, на улучшение режима почвенного питания и освещенности в мае 1974 г. было пересажено 12 дернин размером 20×20 см и глубиной 10 см с контрольного участка луга на питомник. Дернины пересаживали на почву, заправленную органическими удобрениями, с расстоянием в 50 см друг от друга; площадь между дернинами ежегодно пропалывали.

Результаты исследования

Опыты со всходами и ювенильными растениями. В начале мая 1974 г. было высажено по 22 растения в фазе всходов и в конце августа — по 22 ювенильных растения каждого вида. На удобряемом участке луга все всходы майской посадки погибли к середине лета, а растения, высаженные в августе в стадии кушения, сохранились до конца вегетационного сезона. На следующий год у всех высаженных растений наблюдался интенсивный и продолжительный рост листьев (у лисохвоста лугового и ежи сборной листья достигали в длину 75 см), но замедлялось кушение (злаки формировали один, реже два побега, василек луговой оставался в розеточной стадии), а следовательно, и корнеобразование. В результате трансплантированные растения всех видов, кроме ежи сборной, полностью погибли ко времени центрального укоса. Четыре сохранившихся растения ежи сборной погибли в 1976 г. На контрольном участке луга отпад всходов майской посадки составил менее 30%, а растения,

Продуктивность и морфологические показатели растений в фазе цветения, выращиваемых на питомнике и пересаженных в генеративном состоянии в луговые сообщества

Вид	Участок	Год наблюдений	Число побегов			Общий сухой вес побегов, г	Высота побегов, см		Длина 2-го от соцветия листа, см
			генеративных	вегетативных	общие		генеративных	вегетативных	
<i>Alopecurus pratensis</i>	1 *	1977	25.6	47.6	73.2±4.1	36.4±3.2	114.2±5.7	—	15.6±1.2
		1978	27.0	49.0	76.0±4.0	23.1±2.1	81.2±3.6	33.1	14.1±1.0
	2	1977	2.3	41.7	44.0±3.1	5.9±0.9	90.1±4.1	24.7	8.6±0.7
		1978	0	13.4	13.4±4.1	2.3±0.3	82.3±4.0	20.0	8.2±0.7
	3	1977	8.7	40.7	49.4±6.1	12.4±1.1	101.4±5.8	51.4	24.2±2.1
		1978	1.3	39.3	40.6±5.4	5.4±0.8	70.3±3.2	37.0	19.6±1.8
<i>Phleum pratense</i>	1	1975	38.7	6.3	39.0±3.2	37.2±3.4	110.0±4.2	—	19.3±1.2
		1978	31.2	26.8	58.0±6.0	35.0±3.1	89.2±3.9	37.4	16.4±1.0
	2	1977	9.5	9.0	18.5±2.1	12.3±1.3	98.4±4.0	24.7	14.0±1.0
		1978	1.0	7.0	8.0±1.7	1.3±0.2	76.0±3.6	30.0	12.9±0.8
	3	1977	34.0	13.8	47.8±4.6	31.7±2.9	95.2±4.0	—	24.5±1.6
		1978	17.5	13.3	30.8±4.1	9.5±1.1	70.2±2.9	49.5	—
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	1	1975	46.0	89.0	135.0±7.4	5.9±0.6	45.7±1.5	16.2	5.4±0.3
		1978	31.0	24.2	55.2±6.1	3.1±0.4	50.0±2.1	15.9	4.1±0.3
	2	1977	49.0	35.5	84.5±6.6	5.0±0.5	51.0±3.0	—	4.2±0.3
		1978	8.0	37.0	45.0±5.1	0.9±0.2	30.6±2.8	12.1	3.6±0.3
	3	1977	1.0	7.0	8.0±2.4	1.2±0.4	57.0±6.3	31.6	8.7±2.1

* 1 — разреженные посадки на питомнике, 2 — контрольный, 3 — удобряемый участок луга.

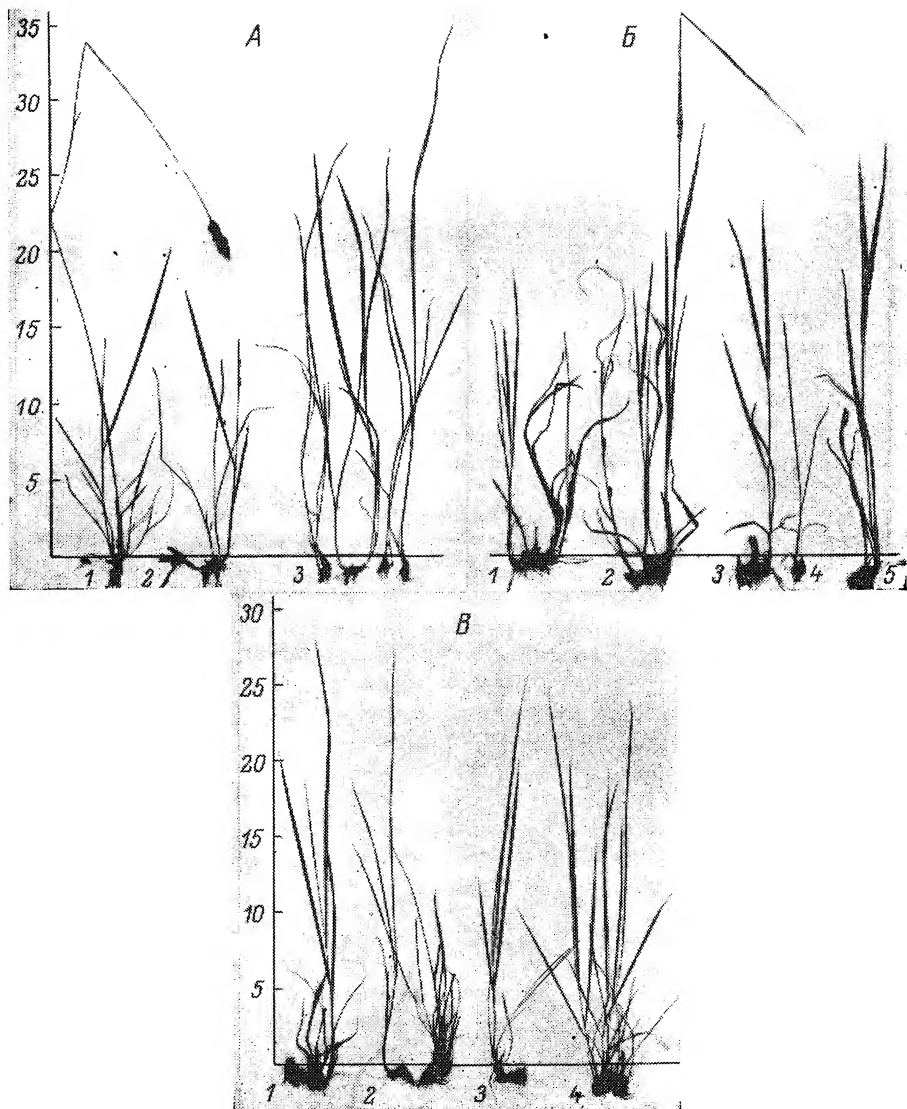


Рис. 1. 4-х летние растения злаков, пересаженные в фазе всходов и ювенильных особей в мелкозлаково-разнотравное сообщество (контрольный участок), к 20 VII 1977.

А — *Anthoxanthum odoratum*, Б — *Phleum pratense*, В — *Alopecurus pratensis*. Здесь и на рис. 2 цифрами на оси абсцисс обозначены отдельные особи; на оси ординат — высота растений, см.

высаженные в августе, прижились полностью и сохранялись в течение всего срока наблюдений. Результаты опытов со всходами подтверждают натурные наблюдения, показавшие, что на фоне высоких доз удобрений резко возрастает гибель всходов всех компонентов лугового сообщества.

На рис. 1 и 2 показаны 4-летние растения четырех видов, пересаженные в состоянии всходов и ювенильных растений на контрольный участок луга. К этому времени уже исчезли различия между особями, высаженными в состоянии всходов и ювенильных растений.

Как общую закономерность следует отметить, что введенные в луговое сообщество особи всех видов по своей структуре становятся близкими к аборигенным растениям этих же видов; они низкорослы, образуют мало побегов, имеют мелкие соцветия и бледно-зеленые мелкие листья. На питомнике растения такого же возраста имеют гораздо более мощные размеры (см. таблицу), чем особи, развивающиеся из всходов в условиях лугового сообщества.

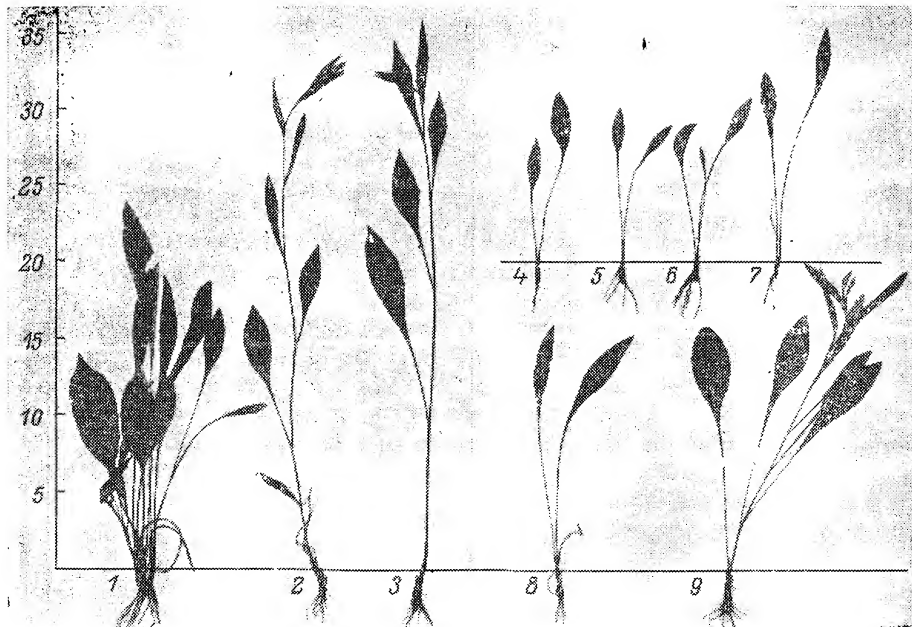


Рис. 2. 4-х летние растения *Centaurea jacea*, пересаженные в фазе всходов в мелкозлаково-разнотравное сообщество (контрольный участок).

Имеются и различия в развитии отдельных видов, пересаженных на контрольный участок. У душистого колоска формируются эпигеогенные короткие корневища длиной до 2—2.5 см (рис. 1, А, особи 1, 2) вследствие укоренения базальной части побегов при косоапogeотропном направлении их роста. В результате на лугу часто формируются особи, расположенные по прямой или изогнутой линии длиной до 4—6 см. Общее число побегов у опытных растений колебалось от 3 до 10. На четвертом году жизни у душистого колоска отмечена партикуляция зоны кущения (рис. 1, А, особь 3). На следующий год после пересадки около 20% особей сформировали генеративные побеги, в дальнейшем все особи перешли в генеративное состояние. Интересно отметить, что у большинства пересаженных растений в разные годы наблюдались переходы в вегетативное и генеративное состояния, т. е. проявлялась периодичность генеративной фазы, чего не отмечено у контрольных растений на питомнике. На лугу это обычное явление. В 1975 г. было взято для учета 57 аборигенных особей душистого колоска, которые имели от 2 до 50 генеративных побегов. В 1976 г. только 34% из них сформировали от 1 до 5 генеративных побегов, остальные оставались вегетативными, в 1977 г. уже 57% особей находилось в генеративном состоянии. В эти же годы на контрольном участке луга вели наблюдения за 34 взрослыми особями василька лугового — у 7 из них проявилась периодичность в формировании генеративных побегов.

У тимopheевки луговой на следующий год после пересадки единичные растения дали по одному генеративному побегу. В дальнейшем у части особей тимopheевки луговой, как и у душистого колоска, проявлялась периодичность в формировании генеративных побегов. Около 20% растений в годы наблюдений оставались вегетативными. Число побегов на особь — от 1 до 4 (рис. 1, Б). Средством разъединения побегов у тимopheевки луговой служит гаплогорм, который формируется при переходе побегов в генеративную фазу. У опытных растений отмирание гаплогормов и образование новых побегов были ориентированы по линии, поэтому партикуляции особей не наблюдалось.

У лисохвоста лугового и ежи сборной проявилась задержка в развитии особей: ни одна из них за 5 лет не перешла в генеративное состояние. Число побегов на особь у обоих видов злаков — от 3 до 8. В условиях луга лисохвост луговой — типичное короткокорневищное растение, формирующее вытянутую зону кущения (рис. 1, Б). Партикуляция особей у этих злаков не наблюда-

лась; обычно она начинается у растений, прошедших пик генеративного развития.

Генеративные побеги у василька лугового сформировались у части особей только на четвертом году жизни. Многие растения все 5 лет после пересадки оставались в имматурной стадии (с побегами в розеточной фазе), но не выпадали из состава сообщества. Обращает на себя внимание разнородность особей по мощности и возрастному состоянию при одинаковом их абсолютном возрасте (рис. 2). Это доказывает, что луговое сообщество является сильным фактором дифференциации растений одного вида по величине относительного возраста.

Опыты со взрослыми растениями. Растения в генеративном возрастном состоянии пересаживали в луговые сообщества в сентябре 1975 г. 2-летними, в мае и сентябре 1976 г. — 3-летними особями. В один срок на каждый участок луга пересаживали по 10—15 особей одного вида. Из опытов была исключена ежа сборная, а тысячелистник обыкновенный был пересажен только один раз в сентябре 1976 г. Наблюдения за растениями проводили 2—3 раза в вегетационный период, а подробное их описание и измерения — в период массового цветения каждого вида на питомнике. Пересаженные растения на обоих участках луга скашивали 1 раз за сезон.

Наблюдения показали, что у особей всех видов, пересаженных весной, реакция на давление ценозов в текущем сезоне проявляется с меньшей интенсивностью, чем у особей, пересаженных осенью, на следующий вегетационный сезон, что, по-видимому, можно объяснить важным значением в формировании структуры особи летне-осеннего периода кущения.

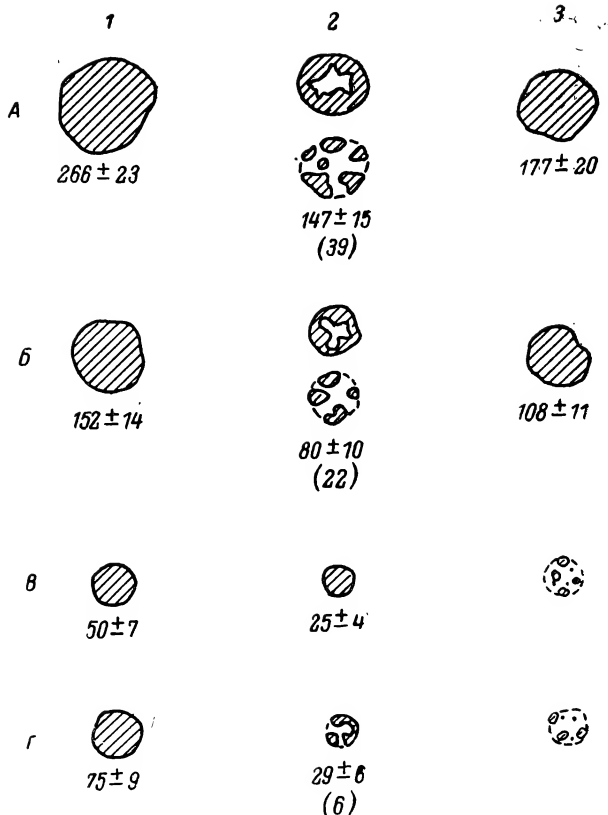
Реакция взрослых растений на введение их в луговые сообщества наиболее ярко проявилась в особенностях развития структуры побегов, интенсивности кущения, в формировании общей структуры и продуктивности особи. При этом уже в первый вегетационный сезон после пересадки у растений всех видов наблюдается уменьшение различий по структуре с аборигенными растениями в луговых сообществах.

На контрольном участке снижаются рост побегов и листьев (см. таблицу), длина соцветия у злаков, а у василька лугового — число соцветий на побег. Злаки формируют побеги с хорошо выраженной акротонной структурой. На удобряемом участке луга высота генеративных побегов у злаков также снижается, но заметно усиливается рост вегетативных побегов и листьев (см. таблицу). Длина соцветий у злаков не изменяется. Затенение травостоем на участке приводит к нарушению продольной симметрии побегов у злаков (акротония выражена слабо) и задерживает переход их в репродуктивную фазу, в результате чего в кусте возрастает число удлинённых побегов с неполным циклом развития. Задержка развития побегов — одна из причин более слабой выраженности паузы между весенним и летне-осенним периодами кущения у злаков на удобряемом участке луга, чем на контрольном.

У всех исследованных видов с возрастом снижается энергия кущения и уменьшается отношение числа генеративных побегов к вегетативным, но в луговых сообществах эти процессы идут интенсивнее, чем на питомнике (см. таблицу). На контрольном участке луга у верховых злаков и василька лугового уже в первый вегетационный сезон после пересадки начинается разрушение дерновин в центральной их части; позднее партикулы с живыми побегами обособляются друг от друга и распределяются по краям дерновин (рис. 3, 2). Параллельно партикуляции дерновин в них внедряются аборигенные, чаще вегетативно подвижные виды. На второй год после пересадки в дерновинах особей было обнаружено от 1 до 8 побегов других видов: *Trifolium repens* L., *Vicia cracca* L., *Alchemilla monticola*, *Festuca rubra*, *Agrostis tenuis*, *Taraxacum officinale* L. В результате этих двух процессов растения верховых злаков и василька лугового на третий год после пересадки распадаются на автономные партикулы, схожие по облику и структуре с особями аборигенных видов: большинство партикул переходит в вегетативное состояние, а часть из них формирует 1, реже 2 генеративных побега. Лисохвост луговой и ежа сборная, естественно произрастающие на контрольном участке луга, также находятся в основном в вегетативном состоянии, а цветущие особи формируют обычно 1—3 генеративных побега. У душистого колоска, высаженного на контрольный

Рис. 3. Структура и площадь (см²) дерновинок однолетних растений *Alopecurus pratensis* (А), *Phleum pratense* (Б), *Anthoxanthum odoratum* (В) и *Centaurea jacea* (Г) по состоянию на 27—30 VI 1977, пересаженных во взрослом состоянии в сентябре 1975 г.

1 — в пределах питомника, 2 — на контрольный участок луга (для верховых злаков показаны также растения, высаженные в мае 1976 г.), 3 — на удобряемый участок луга (два последних вида высажены в мае 1976 г.). Заштрихованы части дерновинок с живыми побегами. В скобках указана суммарная площадь живых партикул.



участок луга, партикуляция дерновин не происходит, но сильно снижается число генеративных побегов по сравнению с посадками на питомнике (рис. 3, 1). Миниатюризация побегов, снижение энергии кущения и партикуляция дерновин приводят на четвертый год к резкому уменьшению веса надземной части растений, пересаженных на контрольный участок (рис. 3, 2): у тимофеевки луговой в 27, лисохвоста лугового в 10, душистого колоска в 3.5 раза по сравнению с посадками на питомнике (см. таблицу). Вес побегов у особей василька лугового и тысячелистника обыкновенного (эти виды не включены в таблицу) уменьшился соответственно в 20 и 8 раз. Важно, однако, отметить, что в течение 4 лет ни одна пересаженная особь не выпала из состава мелкозлаково-разнотравного сообщества.

На удобряемом участке луга у верховых злаков также снижаются энергия кущения, генеративность и масса особей, но в меньшей степени, чем на контрольном участке. Партикуляция дерновин не отмечена. Три других вида выпадают в основном уже к концу следующего года после пересадки. Душистый колосок хотя и выносит свои ассимилирующие органы в ярус с достаточной освещенностью, тем не менее не может удержаться среди верховых злаков и крупного разнотравья на фоне удобрений вследствие своей низкой конкурентной способности. Выпадение из сообщества василька лугового обусловлено тем, что побеги этого вида переходят из розеточной в фазу интенсивного роста во второй половине июня, когда верховые злаки уже формируют мощный травостой, и поэтому страдают от затенения. Отмирание зоны кущения у растений этих видов начинается в различных частях дерновины и происходит очень быстро (рис. 3, 3). Тысячелистник обыкновенный на удобряемом участке формирует крупные листья, но не образует генеративных побегов и корневищ и также выпадает.

Успешный рост и развитие растений, пересаженных на удобряемый участок луга, зависят не только от того, смогут ли они вынести в достаточном количестве ассимилирующие органы в ярус светового насыщения, но и от уровня водоснабжения растений, определяемого мощностью зоны кущения и корневых систем. Василек луговой и тысячелистник обыкновенный входят в состав травостоя на удобряемом участке, но первый представлен крупными растениями, а второй — развитыми вегетативными клонами разных размеров. Среди верховых злаков, естественно произрастающих на удобряемом участке, также идет отпад угнетенных растений, а оставшиеся в живых особи сильно разрастаются: максимальная площадь дерновин ежи сборной достигает 500, а лисохвоста — 350 см². Пере-

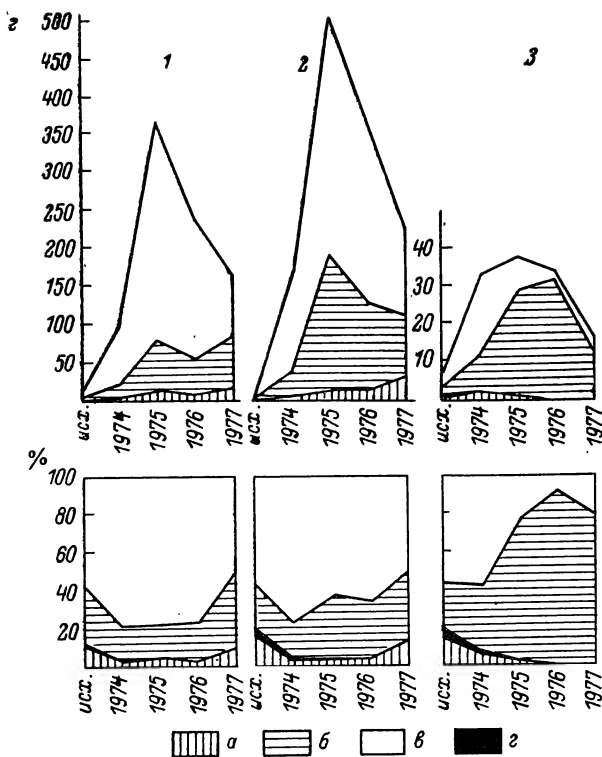


Рис. 4. Изменения запасов надземной массы (г на 0.04 м^2) и соотношения ботанических групп (в процентах от общей массы травостоя) на дернинах, пересаженных на питомник с контрольного участка луга с супесчаными (1) и суглинистыми (2) почвами и на удобряемом участке луга (3).

а — бобовые, б — злаки, в — разнотравье, г — осок.

саженные верховые злаки удержались в сообществе, по-видимому, потому, что с 1976 г. началось снижение продуктивности и плотности травостоя на удобряемом участке.

Косвенным подтверждением выводов, полученных в опытах с трансплантацией растений, служат результаты опытов по пересадке дернин с луга на питомник. Дернины пересаживали с двух контрольных участков луга, имеющих одинаковый видовой состав, но различающихся механическим составом почвы:

с суглинистой и продуктивностью травостоя $150\text{--}280 \text{ г/м}^2$ и с супесчаной и продуктивностью $200\text{--}340 \text{ г/м}^2$, а также с более высоким участием в травостое низовых злаков. На рис. 4 представлены данные ежегодных учетов состава и продуктивности травостоя на дернинах с супесчаной (рис. 4, 1) и суглинистой (рис. 4, 2) почвами, а также на удобряемом участке луга (рис. 4, 3), данные по которому для удобства сравнения рассчитаны на площадь 0.04 м^2 . За исходные показатели приняты продуктивность травостоя и соотношение компонентов на соответствующих участках луга в 1974 г.

Из приведенных данных следует: 1) чем ниже исходная продуктивность травостоя, тем она оказывается выше на пересаженных дернинах в условиях питомника; 2) увеличение фитомассы на дернинах достигается за счет всех ботанических групп растений (кроме осок), соотношение между которыми существенно не меняется. В условиях луга всего лишь 4—5-кратное увеличение фитомассы под влиянием удобрений приводит к выпадению многих видов и доминированию верховых злаков, а 80-кратное увеличение фитомассы на дернинах в питомнике вызывает выпадение немногих видов — *Carex pallescens* L., *Luzula pilosa* (L.) Willd., *Campanula patula* L., *Anthoxanthum odoratum*, участие же бобовых и большинства видов разнотравья сохраняется на прежнем уровне.

Причина хорошего роста большинства видов на пересаженных дернинах — достаточное обеспечение растений светом (на высоте 10 см освещенность составляет 35—60% от полной) и наличие свободного пространства для корней в условиях повышенного агрофона. Ограничение этих факторов на удобряемом лугу ведет к обострению межвидовой, а затем и внутривидовой конкуренции, к снижению плотности и продуктивности травостоя. На пересаженных дернинах с 1976 г. также наблюдается снижение запаса фитомассы, но оно обусловлено израстанием растений, т. е. их старением, которое хорошо проявляется при редких посадках особей на питомнике.

Обсуждение

Суходольные полидоминантные луга в Отрадном в настоящее время представлены деградированными мелкозлаково-разнотравными и разнотравно-мелкозлаковыми сообществами средней замоховелости, развивающимися по пу-

стошному ряду (Макаревич, 1978). Многолетнее (свыше 35 лет) отчуждение на них травостоя без возмещения запасов органических и минеральных веществ привело к снижению плодородия почвы и прогрессивному развитию подзолообразовательных процессов, сопровождающихся увеличением в дерновом горизонте актуальной кислотности (рН 4.8—5.1), содержания свободного алюминия, снижением содержания гумуса, поглощенных оснований (степень насыщенности основаниями 40—42%), общего азота (0.12—0.21%), легкоусвояемых фосфора (9 мг/100 г почвы) и калия (10.6 мг/100 г почвы) (Игнатенко и др., 1978).

Наряду с уменьшением плодородия почвы снижались продуктивность и ценообразующая роль отдельных видов, возрастали видовая насыщенность сообщества и плотность ценопопуляций. Число живых побегов на контрольном участке луга в разгар развития травостоя составило в 1978 г. — 4000, в 1979 г. — 4500 на 1 м². Ценогические отношения в деградированном сообществе ярко проявляются в дерновом горизонте почвы, где с высокой плотностью размещены семенные и вегетативные зачатки, корневища, узлы кущения и дерновинки растений более 60 видов. Высокая плотность растений здесь обуславливает формирование у злаков вытянутых, «строчечных» особей, так как при редком стоянии даже на бедных песчаных почвах рыхлокустовые злаки всегда образуют округлые дерновинки. Низкое плодородие почвы и высокая плотность заселения дернины вызывают установленные в опытах с трансплантацией задержку развития верховых злаков и василька лугового, периодичность генеративного состояния у видов, снижение энергии кущения и партикуляцию дерновин взрослых особей, миниатюризацию их органов. Эти два фактора в основном определяют стабилизацию формообразовательных процессов у видов и особенности их развития в мелкозлаково-разнотравном сообществе.

Свет на таких лугах не является фактором, ограничивающим рост. Достаточная освещенность оснований побегов у растений способствует быстрому завершению роста листьев, полному развитию побегов, а также формированию и прорастанию почек. При анализе аборигенных растений душистого колоска в сентябре 1977 г. на одну особь в среднем приходилось 32 зрелых побега и 18 почек на разных стадиях прорастания, а в июне следующего года — 3—12 побегов на особь. Гибель большинства побегов и задержка их в вегетативной фазе у растений вызваны здесь не дефицитом света, а неблагоприятными эдафическими условиями. Достаточная освещенность почвы способствует высокой приживаемости всходов растений и, следовательно, возобновительному процессу ценопопуляций.

На удобряемом участке луга недостаток света в приземном слое и периодический дефицит влаги в верхних горизонтах почвы определяют реакцию пересаженных особей и состояние аборигенных растений разных видов. Дефицит почвенной влаги остро ощущался в весенне-летние засухи в 1978 и особенно в 1975 г., когда наблюдалось подвядание листьев у многих видов, чего не было отмечено на контрольном участке луга. Отрицательное влияние недостатка света и дефицита почвенной влаги на фоне удобрений усугубляется еще тем, что с улучшением минерального питания растения предъявляют повышенные требования к освещенности и водоснабжению. Этим можно объяснить выпадение из сообщества бобовых, низовых злаков (кроме *Poa pratensis* — теневыносливого вида) и других низкорослых видов, а также тех, у которых рост побегов начинается позднее, чем у верховых злаков. Конкуренция за эти же факторы приводит к дифференциации и отпаду растений в ценопопуляциях верховых злаков. У угнетенных растений резко снижается энергия кущения, так как существует обратная зависимость между продолжительностью роста затеняемых листьев у злаков и формированием и прорастанием боковых почек (Рытова, 1976). Крупные растения, напротив, получают все большие преимущества за счет отпада окружающих особей и осветления куста вследствие увеличения относительной доли вегетативных побегов и отмирания центральной части дерновины при старении. Пересаженные особи верховых злаков имели крупные размеры, но на удобряемом участке луга все они снизили свою мощь, так как восстановление их корневых систем в условиях жесткой конкуренции шло медленными темпами. Световое голодание — основная причина гибели всходов всех видов

растений на удобряемом лугу. Из-за подавления возобновительного процесса и израстания особей доминирующих в травостое верховых злаков возрастной спектр их ценопопуляций сдвигается в сторону взрослых и старых генеративных особей.

Наблюдения за динамикой растительности, состоянием отдельных видов и результаты опытов с трансплантацией растений дают возможность сделать следующее заключение. При внесении больших доз минеральных удобрений на суходольные луга с незначительной примесью верховых злаков существенно повышаются напряженность ценоотических отношений и роль биотических факторов в организации сообществ вследствие 1) повышения активности жизнедеятельности большинства видов и усиления их взаимодействия; 2) возрастания относительной конкурентной способности верховых злаков, которые оказывают сильное негативное воздействие на другие виды и собственное семенное потомство через изменение факторов фитосреды; 3) изменения комплементарной природы сообществ на конкурентную за счет отбора видов, сходных по ритмам сезонного развития, близких в морфолого-биологическом и эколого-физиологическом отношениях, и обострения внутривидовых взаимодействий. При хозяйственном использовании суходольных полидоминантных лугов надо вносить меньшие дозы удобрений, особенно азотных, что значительно повысит устойчивость многих ценных видов и сообщества в целом при достаточно высокой продуктивности фитомассы.

Опыты с пересадками растений на контрольный участок подтвердили известные положения о том, что в условиях луга хорошо проявляется периодичность в формировании генеративных побегов у особей разных видов и затягивается имматурная стадия у долгоживущих видов с крупными растениями (Работнов, 1974). Вместе с тем наблюдения показали, что луговое сообщество является сильным фактором дифференциации одновозрастных растений одного вида по мощности и возрастному состоянию (рис. 2) и что у злаков партикулы взрослых генеративных особей очень схожи по внешнему облику с имматурными растениями, развивающимися из всходов. Эти обстоятельства затрудняют анализ возрастной структуры ценопопуляций на деградированных суходольных лугах. Метод трансплантации может оказать большую помощь при стационарном исследовании ценопопуляций в природных ценозах.

ЛИТЕРАТУРА

- Игнатенко И. В., Друзина В. Д., Меньшикова Г. П., Миросниченко Е. Д., Вильямсон В. К., Горышина Н. Г., Кириллова В. П. (1978). Почвенные условия. В кн.: Продуктивность луговых сообществ. Л., Наука. — Карпов В. Г. (1969). Экспериментальная фитоценология темнохвойной тайги. Л., Наука. — Карпов В. Г., Патриевская Г. Ф., Ющенкова Л. Н. (1973). Фитоценоотические факторы регуляции видового состава, строения и продуктивности травяно-кустарничкового яруса. В кн.: Структура и продуктивность еловых лесов южной тайги. Л., Наука. — Макаревич В. Н. (1978). Общая характеристика растительности стационарных луговых участков. В кн.: Продуктивность луговых сообществ. Л., Наука. — Прозоровский А. В. (1940). Изучение биоценоотических взаимоотношений между травянистыми растениями мезофильного и ксерофильного типов. Сов. бот., 5—6. — Работнов Т. А. (1974). Луговедение. М., Изд. МГУ. — Рытова Н. Г. (1976). Морфогенетические факторы, ограничивающие кущение злаков в вегетативной фазе (к вопросу о листовом и апикальном доминировании). Бот. ж., 61, 12. — Шенников А. П. (1942). Природные факторы распределения растений в экспериментальном освещении. Ж. общ. биол., 3, 5—6. — Clements F. E., Weaver I. E., Hanson H. C. (1929). Plant competition. Washington.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 16 II 1981.

S U M M A R Y

The reaction of 6 species of meadow plants to the transplantation from arboretum into fertilized or non-fertilized small grass-mixed herb community in the seedling stage, juvenile and generative ages has been studied. The main factors, which determine the condition of the transplanted specimens are the light deficiency in the ground layer and the recurrent water deficiency in the upper soil layer on the fertilized plot, whereas on the unfertilized plot these factors are low soil fertility and high density of the colonization of sod.

УДК 581.9 (574/575)

И. Н. Сафронова

О РАСТИТЕЛЬНОМ ПОКРОВЕ ПЛАТО УСТЮРТ

I. N. SAFRONOVA. ON THE VEGETATIONAL COVER OF THE USTJURT PLATEAU

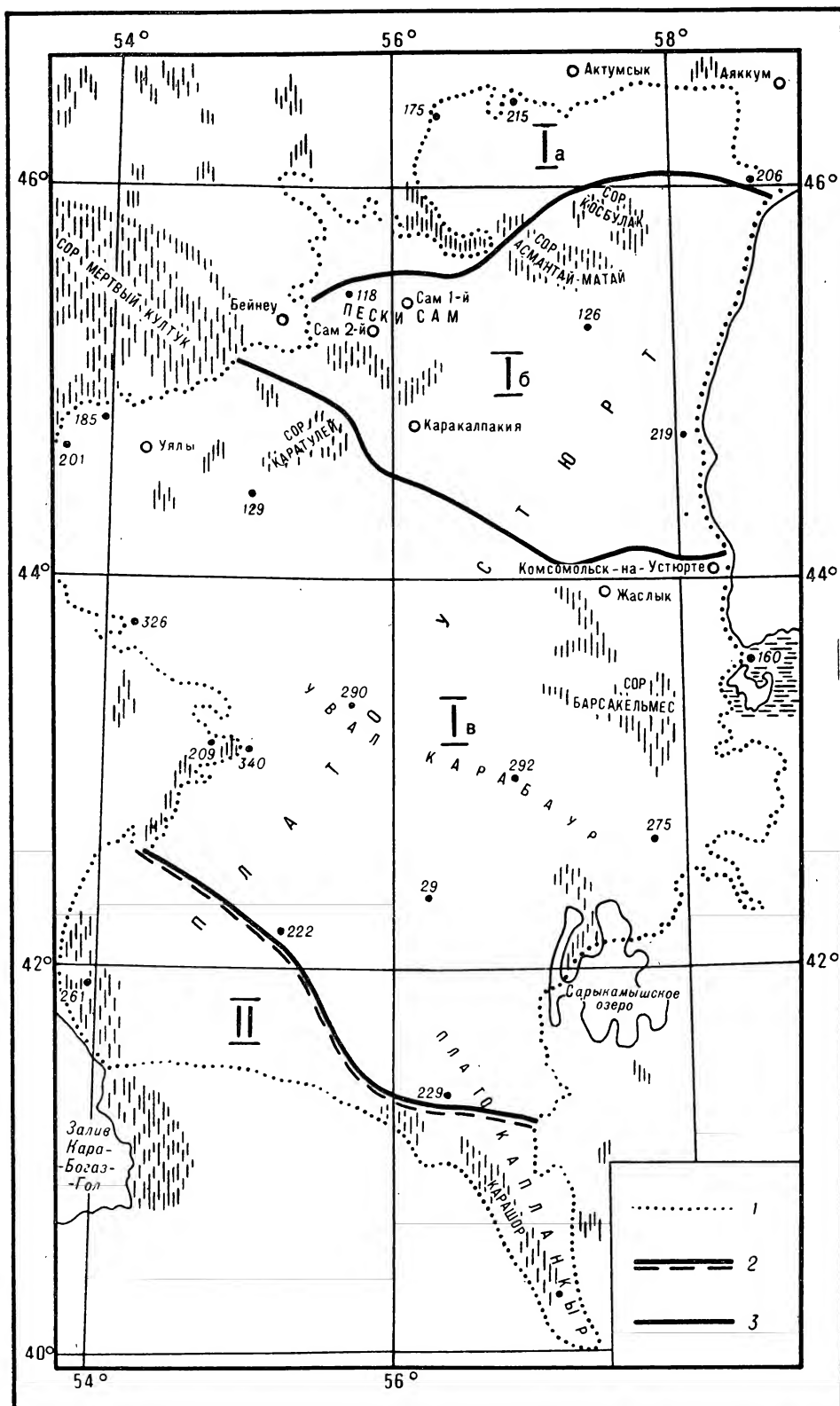
На плато Устюрт выделяются два ботанико-географических типа пустынь: северотуранские и южнотуранские. Северотуранские пустыни подразделяются с севера на юг на три полосы: с доминированием в комплексах белоземельнопопынных сообществ, со значительным участием в комплексах чернобоялычевых сообществ и с доминированием в комплексах бюргуновых сообществ. Южнотуранские пустыни занимают небольшую часть плато и представлены одной полосой с доминированием в комплексах тытровых сообществ.

Ботанические исследования на территории плато Устюрт проводятся начиная с первой половины XIX в. Их история подробно изложена С. В. Викторovým (1974). Дополнительные сведения о работах последних лет приведены в книге «Флора и растительность северо-западного Устюрта и пути улучшения пастбищ» (1977).

В 1976 г. в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова АН СССР начались работы по составлению карты растительности пустынь Казахстана и Средней Азии М. 1 : 2 500 000. В связи с этим были предприняты маршрутные исследования на плато Устюрт. В 1976 г. изучалась растительность по двум маршрутам: 1) от пос. Бейнеу на юго-восток до восточного чинка вдоль железной дороги Гурьев—Кунград; 2) (совместно с почвоведом Института почвоведения АН КазССР) от колодца Чарышлы на запад до колодца Дохлы, затем севернее впадины Казахлышор до урочища Депменсай, от которого на север до 43°30' с. ш., затем на восток до ж.-д. ст. Жаслык, далее на северо-восток до родника Джиделибулак на восточном чинке плато (берег Аральского моря), отсюда — на северо-северо-запад до оврага Курасай на северном чинке и на восток — до песков Большие Барсуки. В 1978 г. изучалась растительность западной части плато: от западного чинка в районе ж.-д. ст. Сай-Утес на северо-восток вдоль железной дороги до пос. Бейнеу, от последнего — на юго-юго-восток до северной оконечности сора Каратулей и затем — на юго-запад до колодца Моната на западном чинке. Основная цель исследований, проведенных по ходу этих маршрутов, состояла в уточнении зональных рубежей растительного покрова.

На основании опубликованных материалов (Доленко, 1930; Рожевиц, 1930; Русанов, 1930; Спиридонов, 1930а, б; «Усть-Урт. . .», 1949; Викторov, 1951, 1971; Момотов, 1953; «Геоботаническая карта СССР. . .», 1954; Коган, 1954; Лавренко, 1960, 1965; Лавренко, Никольская, 1963; Вышивкин, 1964; Мусаев, 1969; Таганов, 1969; Зарипов и др., 1972; Зарипов, 1974) и собственных наблюдений автор настоящей статьи разработала среднемасштабную схему зонального разделения растительного покрова плато Устюрт (см. рисунок).

Плато Устюрт по ботанико-географическому районированию входит в Ирано-Туранскую подобласть Афро-Азиатской пустынной области. Е. М. Лавренко включает большую часть территории плато в Северотуранскую провинцию («Геоботаническое районирование СССР», 1947; Лавренко, 1960, 1965). Основными ценозообразователями здесь являются северотуранские полукустарнички *Artemisia terrae-albae*, *Salsola arbusculiformis* и казахстанско-северотуранский полукустарничек *Anabasis salsa*. Первые два вида заходят лишь на самую южную



Среднемасштабная схема зонального разделения растительного покрова плато Устюрт.

1 — границы плато Устюрт, 2 — граница между северотуранскими и южнотуранскими пустынями, 3 — граница полос северотуранских пустынь; Ia — полоса с доминированием в комплексах белоземельнопыльных (*Artemisia terrae-albae*) сообществ, Ib — полоса со значительным участием в комплексах чернобояльцевых (*Salsola arbusculiformis*) сообществ, I — полоса с доминированием в комплексах биоргуновых (*Anabasis salsa*) сообществ, II — полоса с доминированием в комплексах тытровых (*Salsola gemmascens*) сообществ; цифры — высоты над уровнем моря, м.

окраину Евразийской степной области, *A. salsa* — далеко на север степной области, где приурочен только к солонцам и сильно солонцеватым почвам. Значительную роль в растительном покрове играют также казахстанско-северотуранские полкустарнички, такие как *Nanophyton erinaceum* — обычно на щебнистых почвах, *Atriplex cana* (в северной части плато) — на солончаковых солонцах, *Suaeda physophora* и ирано-туранская солянка *Salsola orientalis* — на сильно засоленных почвах; на песках господствуют ирано-туранские саксаулы — *Haloxyton persicum* и *H. aphyllum* (последний и на суглинистых почвах) — и многочисленные виды рода *Calligonum*.

Южная (меньшая) часть плато Устюрт, которую Е. М. Лавренко относит к Южнотуранской провинции, характеризуется господством в плакорных условиях южнотуранских видов: из полкустарничковых солянок — *Salsola gemmascens* (ирано-южнотуранский вид), из полкустарничковых полыней из подрода *Seriphidium* — *Artemisia kemrudica*; иногда доминируют северотуранские и казахстанско-северотуранские виды — *Anabasis salsa*, *Artemisia terrae-albae*, *Nanophyton erinaceum*.

Необходимо отметить сложность структуры растительного покрова плато Устюрт, его чрезвычайную комплексность, отсутствие пространств с однородной растительностью. Комплексность растительного покрова обычна для аридных областей и связана с наличием микрорельефа и засоленных пород. Здесь исследователи обнаружили интересное явление — биогенную комплексность, когда возникновение комплексности обусловлено в первую очередь жизнедеятельностью самих растений (Герасимов, 1930; Коровин, Шувалов, 1948; Шувалов, 1949; Момотов, 1960).

На предлагаемой схеме зонального разделения растительного покрова плато Устюрт выделяются северотуранские и южнотуранские пустыни (см. рисунок). Северотуранские пустыни мы делим на три полосы: с доминированием в комплексах белоземельнопопынных сообществ, со значительным участием в комплексах чернобояльцевых сообществ и с доминированием в комплексах биюргуновых сообществ. Южнотуранские пустыни представлены на плато одной полосой с доминированием в комплексах тытровых сообществ.

Полоса с доминированием в комплексах белоземельнопопынных сообществ (*Artemisia terrae-albae*) (см. рисунок, *1a*) приурочена к северной части плато. Южная граница полосы совпадает с северной границей Северо-Устюртского понижения: от 45°30' с. ш. на северо-западном чинке плато она поднимается на северо-восток до 46° с. ш. (севернее сора Косбулак) и примерно по этой широте доходит до восточного чинка. Рельеф в этой полосе представлен слабоволнистыми равнинами, более пересеченными в причинковой части. Вдоль северного чинка расположена наиболее возвышенная гряда с высотами 200 м над ур. м., от которой идет постепенное понижение на юг. На равнинах хорошо выражен микрорельеф в виде плоских блюдеч глубиной 20—30 см, диаметром 2 м и более и суффозионных западин глубиной 50 см и более, диаметром 2—5 м. Почвы бурые пустынные (Герасимов, 1930; «Почвенная карта СССР. . .», 1956; «Почвенная карта СССР. . .», 1960; «Почвы Казахской ССР», 1968, 1970; «Почвенная карта Казахской ССР. . .», 1976). Широко распространенным типом пустынь этой полосы мы считаем плакорный тип, представленный комплексом, в котором белоземельнопопынные с итсигеком (*Anabasis aphylla*) сообщества доминируют. В комплексе участвуют ковыльно-белоземельнопопынные (*Artemisia terrae-albae*, *Stipa richteriana*) сообщества по плоским западинам, белоземельнопопынно-ковыльные (*S. richteriana*, *S. sareptana*, *Artemisia terrae-albae*) сообщества по суффозионным западинам.¹ Часто в составе белоземельнопопынников в качестве содоминанта выступает биюргун (*Anabasis salsa*). Биюргуновые белоземельнопопынники встречаются в комплексе с небольшими по размерам биюргуновыми сообществами.

Для этой полосы характерен и занимает большие площади галофитный вариант: комплекс биюргунников и белоземельнопопынников с *Anabasis aphylla*

¹ *Stipa richteriana* распространен только в пределах пустынной области, являясь северотуранским видом. *S. sareptana* — ксерофильный ковыль Евразийской степной области, заходящий в северную полосу пустынной области, казахстанский пустынно-степной с иррадиациями в горы Средней Азии (Лавренко, 1956; «Биокомплексная характеристика. . .», 1969).

с доминированием биюргунников, приуроченных к солонцеватым почвам. Иногда в комплексе участвуют белоземельнопопынные чернобоялычники (*Salsola arbusculiformis*, *Artemisia terrae-albae*).

Полоса со значительным участием в комплексах чернобоялычевых (*Salsola arbusculiformis*) сообществ (см. рисунок, *1б*) лежит к югу от полосы *1а*. Ее южная граница от 45° с. ш. на западном чинке идет чуть южнее русла р. Маначи на юго-восток, с севера обходит сор Каратулей, на 44°30' с. ш. пересекает границу Каракалпакской АССР и идет на восток-юго-восток до 44° 10' с. ш. у мыса Улькентумсык на берегу Аральского моря. Большая часть полосы — наиболее высокая и наиболее равнинная часть Устюрта со слабовыраженным микро-рельефом в виде плоских блюдцеобразных и суффозионных западин. Почвы серо-бурые, преобладают солонцеватые. На большом протяжении с запада на восток растительный покров однообразен и представлен комплексом биюргунников, чернобоялычников и белоземельнопопынников. Доминирующим компонентом комплекса почти всегда являются биюргунники, иногда — боялычники, полынные занимают меньшие площади. Почвы под биюргунниками солонцеватые, под полынными и боялычниками — несолонцеватые и несолончаковатые. Особенность состоит в том, что комплексность не всегда обусловлена рельефом, т. е. проявляется упомянутая выше биогенная комплексность (Коровин, Шувалов, 1948; «Усть-Урт. . .», 1949; Шувалов, 1949). Однако встречаются территории, где боялычники с *Artemisia terrae-albae* в качестве содоминанта приурочены к плоским западинам. Иногда комплекс усложняется наличием суффозионных западин с полынными сообществами, в которых могут присутствовать и злаки (*Stipa richteriana*) и кустарники (*Atraphaxis spinosa*). Вблизи южной границы в растительном покрове появляются новые компоненты, такие как ежевниковые (*Anabasis brachiata*) сообщества и небольшие такыры.

Для данной полосы характерен также комплекс биюргунников с белоземельнопопынниками (галофитный вариант). Биюргуновые сообщества доминируют, белоземельнопопынные сообщества занимают небольшие площади и приурочены к плоским и суффозионным западинам, в последних содоминантами выступают кустарники — *Convolvulus fruticosus*, *Atraphaxis spinosa*.

На севере полосы выделяется Северо-Устюртское понижение, являющееся одним из наиболее расчлененных районов Устюрта (Герасимов, 1930; Викторов, 1971). Оно протянулось на 150 км с юго-запада на северо-восток. Здесь имеются бессточные впадины со слабоувалистым рельефом между ними, отдельные останцовые сопки. Такой характер рельефа обуславливает формирование нового типа структуры растительного покрова — его микропоясность. По данным С. В. Викторова и Е. А. Востоковой (1956), растительный покров соровых впадин имеет следующий характер: в центре они лишены растительности, затем идет пояс сарсазаников (*Halocnemum strobilaceum*) на наименее обсохших частях дна, который сменяется поясом кермеково-поташниковых (*Kalidium foliatum*, *Limonium suffruticosum*) с участием *Suaeda physophora* сообществ по более обсохшим частям дна на иле, по делювиальным плащам и изредка по нижним частям склонов на известняках и мергелях. Для сора Косбулак в составе сообществ характерен *Haloxylon aphyllum*, а на участках с близкими грунтовыми водами развиваются чиевники (*Achnatherum splendens*). Следует подчеркнуть широкое распространение здесь кокепковых (*Atriplex cana*) и камфоросмовых (*Camphorosma monspeliacum*) сообществ. Большие площади в Северо-Устюртском понижении занимают песчаные массивы — барханные, бугристые, равнинные. Растительность песчаных субстратов всегда имеет более мезофитный характер, чем растительность на суглинистых почвах. Псаммофитные варианты пустынь полосы представлены санталополынниками (*Artemisia santolina*) на полужакрепленных барханных песках, часто с кустарниками (виды рода *Calligonum*) и с зарослями кияка (*Leymus racemosus*) по вершинам барханов; на бугристых песках распространены белоземельнопопынно-житняковые (*Agropyron fragile*, *Artemisia terrae-albae*), терескеново-белоземельнопопынные (*A. terrae-albae*, *Eurotia ceratoides*) сообщества, на равнинных песках — илаковые белоземельнопопынники (*Artemisia terrae-albae*, *Carex physodes*).

Полоса с доминированием в комплексах биюргуновых (*Anabasis salsa*) сообществ (см. рисунок, *1е*) занимает значительную часть Устюрта. Ее южная

граница от 42°10' с. ш. на западном чинке идет на юго-восток между колодцами Колбалой и Кошаджи, проходит севернее впадины Казахлышора, от восточной оконечности последнего принимает широтное направление по 41°15' с. ш. (почти совпадая с южной границей Каракалпакской АССР). По сравнению с севернее расположенными полосами здесь наблюдается разнообразие форм рельефа (Герасимов, 1930; Доленко, 1930; Солун, 1939; Корженевский, 1947; «Усть-Урт. . .», 1949; Викторov, Востокова, 1956; Викторov, 1971). Огромные территории занимают слабоволнистые, почти плоские равнины, с малыми колебаниями высот на больших расстояниях, с хорошо выраженным микрорельефом в виде плоских и суффозионных западин, плоских ложбин, такыров. В центре полосы выделяются две параллельные, плоские и широкие возвышенности — увалы Карабаур и Музбель, вытянутые с запада-северо-запада на восток-юго-восток. Поверхность увалов почти платообразная, склоны очень пологие, выходы коренных пород не часты. Лишь в восточной части увал Карабаур имеет уступ. Между увалами полого-волнистый рельеф с довольно многочисленными такырами и «бозынгенами» (почвы с гипсовым горизонтом на поверхности, развивающиеся по плоским невысоким холмам-останцам высотой 0.5—2 м или на ровных пространствах). Южнее увалов рельеф расчленен сильнее. Здесь много пологих холмов со щебнистыми склонами, незаметно сливающихся с равнинами, останцовых бугров с бозынгенами, плоских и суффозионных западин, такыров. Большие площади занимают замкнутые бессточные впадины, среди которых выделяются впадины слабо врезанные и глубоко врезанные. На северо-западе полосы расположена слабо врезанная впадина Каратулей длиной 40—50, шириной 20 км, глубиной 10—15 м, состоящая из ряда соров. Вокруг впадины рельеф мелкохолмистый. Есть массивы низкобугристых песков. В восточной части полосы находится самая крупная глубоко врезанная впадина Барсакельмес (к северу от увала Карабаур), которая, как и впадина Каратулей, состоит из группы соров, находящихся на различных гипсометрических уровнях и в различной стадии и степени засоления. Впадина тянется с северо-запада на юго-восток почти на 120 км, ширина ее до 50 км. Дно сора Барсакельмес находится на 62 м над ур. м. (на 60 м ниже уровня окружающих равнин). Склоны впадины, кроме северной и северо-восточной частей, довольно крутые. Южнее увала Карабаур расположена впадина Ассак-Аудан, вытянутая с запада на восток на 80 км и с севера на юг на 40 км. Это целая система мелких, соединяющихся между собой котловин, уровень дна которых постепенно понижается к югу, достигая минимальной отметки 27 м над ур. м. Только на севере и на востоке склоны впадины обрывистые, высотой 20—25 м, южный склон пологий (уклон 2 м на 1 км). Дно впадины представляет собой плосковершинные возвышенности с такырами и песками. Восточнее впадины Ассак-Аудан имеются две небольшие впадины Шорджа и Шах-пахта. Котловина Шорджа с крутыми обрывистыми склонами, вытянутая с северо-северо-запада на юго-юго-восток, простирается в длину на 9, в ширину — на 5 км. Котловина Шах-пахта длиной 6 и шириной 3 км вытянута в широтном направлении. Склоны ее крутые, иногда обрывистые. Котловина врезана в поверхность плато на глубину свыше 70 м. В этой полосе (Ia) распространены серо-бурые солонцеватые и солончаковатые почвы, много такыров.

Если две более северные полосы характеризуются довольно однообразным растительным покровом, то в рассматриваемой полосе он представлен целым рядом типов комплексов (галофитных, галопетрофитных, галогемипсаммофитных) и сериями псаммофитных сообществ на песках. Огромные площади на слабоволнистых, почти плоских равнинах занимает комплекс биюргунников с белоземельнопопынниками, последние приурочены к плоским отрицательным формам рельефа. В комплексе доминируют биюргунники, которые часто занимают 80—90% площади (Зарипов и др., 1972). Иногда в этом комплексе участвуют ежевниковые разреженные сообщества по бозынгенам, небольших размеров такыры, кустарничково-белоземельнопопынные (*Artemisia terrae-albae*, *Convolvulus fruticosus*, *Salsola arbuscula*, *Atraphaxis spinosa*) сообщества по суффозионным западинам. В более выраженном плоскоувалистом рельефе белоземельнопопынники приурочены не только к отрицательным формам рельефа, но широко распространены и по склонам увалов. Для такого типа рельефа характерен комплекс биюргунников и белоземельнопопынников, в котором оба компонента

занимают примерно одинаковые площади и безземельнопопынники доминируют. На увалах Карабаур и Музбель формируются комплексы с участием кустарниковых зарослей, связанных с выходами пород. Кроме обычных для плато кустарников — *Convolvulus fruticosus*, *Atraphaxis spinosa*, *Salsola arbuscula*, здесь принимает участие в сообществах и *Caragana grandiflora* — кавказский вид, находящийся на восточном пределе распространения.

Встречаются пространства с волнистым рельефом, растительный покров которых представляет собой сочетание комплексов. На положительных формах рельефа со щебнисто-каменистой поверхностью развиваются галопетрофитные комплексы разреженных ежовниковых, тасбиюргуновых (*Nanophyton erina-seum*), биюргуновых, кеурековых (*Salsola orientalis*) сообществ, белобоялычево-безземельнопопынных (*Artemisia terrae-albae*, *Salsola arbuscula*) по водотокам. На плоских равнинах между увалами доминируют биюргунники в комплексе с безземельнопопынниками по плоским западинам. На почвах облегченного механического состава или подстилаемых супесями господствуют попынники (они занимают большие площади в северо-западной части полосы). Попынники слагаются двумя видами: *Artemisia terrae-albae* (безземельнопопынники с итсигеком) и *A. kemrudica* (попынники — *A. kemrudica*, *A. terrae-albae* в комплексе с безземельнопопынно-злаковыми — *Stipa richteriana*, *S. sareptana*, *Agropyron fragile*, *Artemisia terrae-albae* по плоским западинам). На песках в этой полосе характерны белосаксаульники (*Haloxylon persicum*). На солончаках, как и в более северной полосе, выделяются два пояса: сарсазаников и кермеково-поташниковый. Однако Викторов и Востокова (1956) отмечают, что в поясе кермеково-поташниковых сообществ здесь участвует *Reaumuria fruticosa*.

Полоса с доминированием в комплексах тытровых (*Salsola gemmascens*) сообществ — самая южная, занимающая небольшую часть плато Устюрт (см. рисунок, II). Рельеф очень равнинный, однообразный. Есть крупные бессточные впадины Казахлышор и Карашор, глубоко врезаемые, с обрывистыми склонами, дно которых находится ниже уровня моря (—34 и —27 м). Почвы в пределах этой полосы серо-бурые, солончаковатые, гипсоносные. *Salsola gemmascens* находится на северной границе своего распространения. В южной части плато широко распространены комплексы биюргуново-тытровых и тытрово-биюргуновых сообществ с кемрудопопынными сообществами по плоским западинам. Участие тытра и биюргуна в сообществах близко по обилию с небольшим преобладанием первого. Редко встречаются ежовниковые сообщества по бозынгенам. Для полосы характерны такыры. На легких почвах распространены тетырники, в которых в качестве содоминанта выступает эфемероид *Carex physodes*. К легким засоленным почвам приурочен комплекс с доминированием биюргунников, состоящий из илаково-кеурековых биюргунников (*Anabasis salsa*, *Salsola orientalis*, *Carex physodes*) и илаковых кемрудопопынников по плоским склонам или западинам. Для юга полосы на легких почвах характерны белобоялычевые кемрудопопынники. На песках господствуют черносаксаульники (*Haloxylon aphyllum*) с участием *Salsola arbuscula* и *S. gemmascens*. Для солончаков характерен такой же ряд поясов растительных сообществ, как и в более северных полосах, но в отличие от них в сообществах участвует *S. gemmascens*.

Итак, на плато Устюрт выделяются два ботанико-географических типа пустынь: северотуранские и южнотуранские. Северотуранские пустыни подразделяются на три полосы. Самая северная — полоса с доминированием в комплексах безземельнопопынных сообществ, южная граница которой совпадает с границей между бурными и серобурными почвами. Растительный покров довольно однообразный. Такыров почти нет. Бозынгенов нет.

Следующая к югу — полоса очень своеобразных комплексов со значительным участием чернобоялычевых сообществ, в которых наиболее ярко выражено явление биогенной комплексности. Появляются ежовниковые сообщества, встречающиеся не часто. Такыров немного.

Северо-Устюртское понижение вносит разнообразие в рельеф полосы и усложняет пространственную структуру растительности. Характерной чертой растительности на солончаках является участие в комплексах кокпековых и камфоросовых сообществ, участие *Suaeda physophora* в кермеково-поташниковых сообществах, а на песках — доминирование среди кустарников видов рода *Calligo*

num, отсутствие *Haloxylon persicum*. Почвы в пределах полосы серо-бурые с преобладанием солонцеватых.

Полоса с доминированием в комплексах биюргуновых сообществ характеризуется наиболее неоднородным растительным покровом, представленным значительным количеством эдафических вариантов. Много такыров, бозынгинов, выходов пород. Очень характерны как по выходам пород, так и по западинам кустарники — *Convolvulus fruticosus*, *Atraphaxis spinosa*, *Salsola arbuscula*, *Caragana grandiflora*, из которых два последних севернее не встречаются. В растительном покрове солончаков кокпечники не играют большой роли, а чаще отсутствуют; в кермеково-поташниковых сообществах участвует не *Suaeda physophora*, а *Reaumuria fruticosa*. Сообщества *Salsola arbusculiformis* очень редки в этой полосе. На песках широко распространен *Haloxylon persicum*. Почвы серо-бурые солонцеватые и солончаковатые.

Полоса с доминированием в комплексах тытровых сообществ — самая южная полоса на плато Устюрт. Наблюдается смена эдификатора — *Anabasis salsa* уступает место *Salsola gemmascens*, полукустарничковая полынь *Artemisia terrae-albae* заменяется *A. kemrudica*. Характерны белобоялычевые сообщества, приуроченные к песчаным массивам. Почвы в пределах полосы серо-бурые солончаковатые гипсоносные.

Кратко отметим характер распространения эфемеров. В пустынной области в составе сообществ часто обильны эфемеры. При изучении растительного покрова плато Устюрт выявилось, что количество эфемеров не увеличивается при движении с севера на юг, а зависит от климатических условий года, от механического состава почвы и от степени ее засоления.

ЛИТЕРАТУРА

Биокомплексная характеристика основных ценозообразователей Центрального Казахстана. (1969). 2. Л., Наука. — Викторов С. В. (1951). Растительность как индикатор литологических условий на северном Усть-Урте и в западноказахстанских степях. Бюл. МОИП, нов. сер., отд. биол., 56, 1. — Викторов С. В. (1971). Пустыня Устюрт и вопросы ее освоения: М., Наука. — Викторов С. В., Востокова Е. А. (1956). Растительный покров как показатель засоления в бессточных котловинах Устюрта. Изв. АН СССР, сер. геогр., 1. — Вышивкин Д. Д. (1964). Связь растительности с мощностью элювиально-делювиальных отложений на плато Устюрт и равнинном Мангышлаке. В кн.: Растительные индикаторы почв, горных пород и подземных вод. М., Наука. — Геоботаническая карта СССР М. 1: 4 000 000. (1954). — Геоботаническое районирование СССР. (1947). М.; Л., Изд. АН СССР. — Герасимов И. П. (1930). Почвенный очерк восточного Усть-Урта. Отчет о работах почвенно-ботанического отряда Казахской экспедиции АН СССР. Материалы Комиссии экспедиц. иссл., 4, 1. Л., Изд. АН СССР. — Доленко Г. И. (1930). Краткое описание ландшафтных районов западного Усть-Урта и равнинного Мангышлака. Отчет о работах почвенно-ботанического отряда Казахской экспедиции АН СССР. Материалы Комиссии экспедиц. иссл., 4, 2. Л., Изд. АН СССР. — Зарипов Х. З. (1974). Экологическая характеристика наиболее распространенных сообществ южного Устюрта. В кн.: Природные ресурсы низовьев Аму-дарьи. Ташкент, Фан. — Зарипов Х., Турсунбаев К., Алланиязов А. (1972). Растительность пастбищ юго-восточного Устюрта. Ташкент, Фан. — Карамышева З. В., Рачковская Е. И. (1973). Ботаническая география степной части Центрального Казахстана. Л., Наука. — Коган Ш. И. (1954). Растительность южного Усть-Урта. Тр. Инст. биологии, сер. бот., 2. Ашхабад. — Корженевский Н. Л. (1947). Устюрт. Бюл. Ср.-Аз. ун-в., 25. — Коровин Е. П., Шувалов С. А. (1948). О биогенной сложности почвенно-растительного покрова в аридной зоне. Бюл. МОИП, отд. биол., 53, 1. — Лавренко Е. М. (1956). Степи и сельскохозяйственные земли на месте степей. В кн.: Растительный покров СССР. Пояснительный текст к геоботанической карте СССР, 2. М.; Л., Изд. АН СССР. — Лавренко Е. М. (1960). О Сахаро-Гобийской пустынной ботанико-географической области и ее разделении. ДАН СССР, 134, 1. — Лавренко Е. М. (1965). Провинциальное разделение Центральноазиатской и Ирано-Туранской подобластей Афро-Азиатской пустынной области. Бот. ж., 50, 1. — Лавренко Е. М., Никольская Н. И. (1963). Ареалы некоторых центральноазиатских и северотуранских видов пустынных растений и вопрос о ботанико-географической границе между Средней и Центральной Азией. Бот. ж., 48, 12. — Момотов И. Ф. (1953). Растительные комплексы Усть-Урта. Ташкент, Фан. — Момотов И. Ф. (1960). О биогенной сложности растительного покрова Усть-Урта. Вопросы ботаники, 3. — Мусаев И. Ф. (1969). Карты ареалов эдификаторных растений Турана. В кн.: Ареалы растений флоры СССР, 2. ЛГУ. — Почвенная карта Казахской ССР. М. 1: 2 500 000. (1976). — Почвенная карта СССР М. 1: 4 000 000. (1956). — Почвенная карта СССР М. 1: 10 000 000. (1960). — Почвы Казахской ССР. Актюбинская область. (1968). 11. Алма-Ата, Наука. — Почвы Казахской ССР. Гурьевская область. (1970). 13. Алма-Ата, Наука. — Роже-

в и ц Р. Ю. (1930). Очерк растительности восточного Усть-Урта. Отчет о работах почвенно-ботанического отряда Казахстанской экспедиции АН СССР. Материалы Комиссии экспедиц. иссл., 4, 2. Л., Изд. АН СССР. — Р у с а н о в Ф. Н. (1930). Очерк растительности западного Усть-Урта и равнинного Мангышлака. Отчет о работах почвенно-ботанического отряда Казахстанской экспедиции АН СССР. Материалы Комиссии экспедиц. иссл., 4, 2. Л., Изд. АН СССР. — С о л у н В. И. (1939). Юго-восточный Усть-Урт. Изв. Гос. геогр. общ., 74, 7. — С п и р и д о н о в М. Д. (1930а). Очерки растительности района северо-западного и западного Усть-Урта. Отчет о работах почвенно-ботанического отряда Казахстанской экспедиции АН СССР. Материалы Комиссии экспедиц. иссл., 4, 2. Л., Изд. АН СССР. — С п и р и д о н о в М. Д. (1930б). Очерк растительности западной части песков Сам. Отчет о работах почвенно-ботанического отряда Казахстанской экспедиции АН СССР. Материалы Комиссии экспедиц. иссл., 4, 2. Л., Изд. АН СССР. — Т а г а н о в Р. Т. (1969). Ареалы некоторых характерных эфемеров, эфемероидов и других травянистых растений Турана. В кн.: Ареалы растений флоры СССР, 2. ЛГУ. — У с т ь - У р т Кара-Калпакский. (1949). Ташкент, Фан. — Ф л о р а и растительность северо-западного Устюрта и пути улучшения пастбищ. (1977). Ташкент, Фан. — Ш у в а л о в С. А. (1949). К вопросу о комплексности почвенно-растительного покрова Усть-Урта. Тр. юбилейной сессии, посвящ. 100-летию со дня рождения В. В. Докучаева. М.; Л., Изд. АН СССР.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 30 XII 1980.

S U M M A R Y

Two botanical-geographical types of deserts — north- and southturanian, are distinguished at the Ustyurt Plateau. From north southwards the northturanian deserts are divided into three zones: the zone with the dominance of *Artemisia terrae-albae* communities in the complexes, the zone with considerable occurrence in the complexes of *Salsola arbusculiformis* communities, and the zone with the dominance of *Anabasis salsa* communities. The southturanian deserts occupy a small part of the Plateau and are represented by one zone with the dominance in the complexes of *Salsola gemmascens* communities.

УДК (581.132+58.12) : 581.43 : 665.347.4

В. Г. Карманов, Е. В. Соловьев, Г. А. Одуманова-Дунаева

ИССЛЕДОВАНИЕ ВЗАИМОСВЯЗИ ФОТОСИНТЕЗА
И ДЫХАНИЯ КОРНЕЙ У *PERILLA OCYMOIDES* (LABIATAE)V. G. KARMANOV, E. V. SOLOVJEV, G. A. ODU MANOVA - DUNAeva.
STUDIES ON THE RELATIONSHIP BETWEEN PHOTOSYNTHESIS AND ROOT RESPIRATION IN
PERILLA OCYMOIDES (LABIATAE)

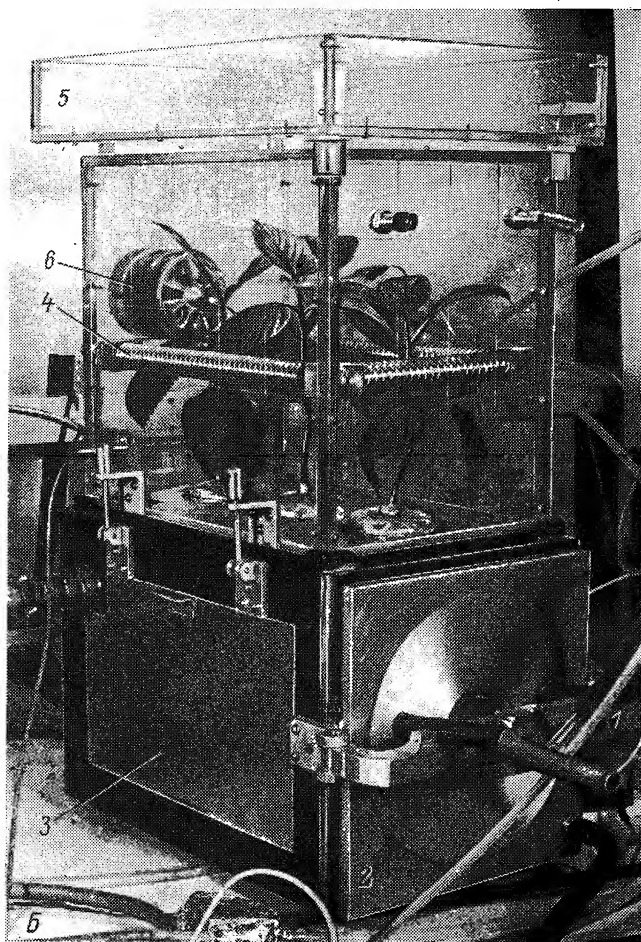
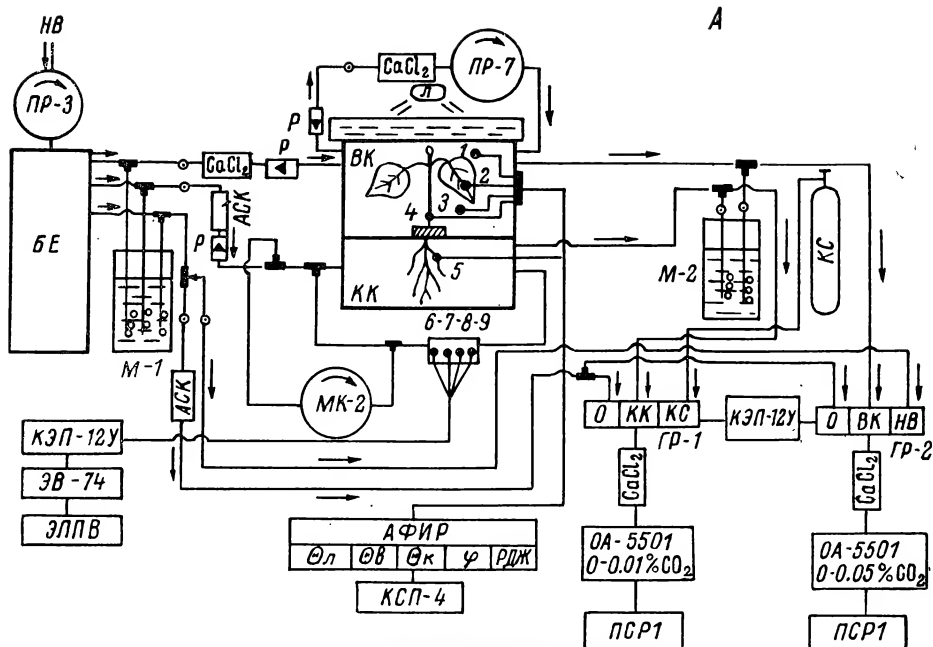
Для непрерывной и одновременной регистрации интенсивности фотосинтеза *P* и дыхания надземной части растений, дыхания корней *R*, показателей водного и температурного режимов растений создана автоматизированная система с микрофитотроном оригинальной конструкции, состоящим из двух камер — корневой и для надземной части растений, герметично стыкующихся между собой. В качестве корнеобитаемой среды используется пористая пластина из поровинила или мипласта, что позволяет максимально сократить объем прикорневой зоны и снизить инерционность газовой системы.

Исследовали пределы физиологической автономности корневой системы и степень ее зависимости от фотосинтетической активности надземной части. Дыхание корней возрастало при освещении надземной части и снижалось в темновой период, достигая минимума к середине ночи. При кратковременных (менее 4—5 ч) изменениях облученности (от 115 до 20 Вт/м²) *R* оставалось стабильным. Длительное снижение интенсивности света, длительная экспозиция растений в атмосфере без CO₂ или в темноте приводят к снижению *R* как в ночные часы, так и в световой период. Депрессия *R* отмечается еще долгое время после нормализации *P*. После пребывания в безуглекислотной атмосфере наблюдается глубокий спад ночного дыхания надземной части. В атмосфере без CO₂ существенно уменьшалось устойчивое сопротивление диффузии водяного пара и увеличивалось сопротивление мезофилла листа для CO₂.

Для регулирования онтогенеза и продукционного процесса необходимы исследования на уровне целого растения с одновременной регистрацией параметров внешней среды и физиологических процессов, протекающих как в надземной, так и в подземной частях растений. Работы о взаимовлиянии газообмена побегов и корневой системы начали появляться лишь в последнее время (Schäfer, 1970; Hansen, Jensen, 1977; Wiedenroth, Poskuta, 1978; Williams, Kemp, 1978). Такое направление следует признать весьма перспективным для выяснения прямого и косвенного влияния факторов внешней среды на различные составляющие газообмена и установления характера взаимосвязи между органами растений.

Прогресс исследований в этой области в значительной степени сдерживается методическими трудностями. Решающее значение здесь имеет выбор фитокамеры, соответствующей поставленной цели. В то время как для изучения жизнедеятельности целых фитоценозов создаются крупные фитотроны (Лаптев, Нилова, 1968), для выявления закономерностей, протекающих на уровне отдельного организма, могут быть использованы микрофитотроны на одно или несколько растений. Из литературы известны лишь единичные образцы таких конструкций. Наибольший интерес представляют комплексные установки для синхронной регистрации газо- и водообмена надземной части и корневой системы растений (Louwerse, Oorschot, 1969; McCree, 1970; Schäfer, 1971; Каролин, Молдау, 1976; Hansen, Jensen, 1977; André et al., 1978).

Целью настоящей работы было изучение взаимодействия надземной части и корневой системы растений в длительных экспериментах с помощью раздельной и одновременной регистрации газообмена, водного и температурного режимов побегов и корневой системы периллы масличной *Perilla ocymoides* L. в специально сконструированном фитотроне.



Для комплексного синхронного измерения физиологических процессов целого растения была создана автоматизированная система (рис. 1, А), центральным звеном которой является микрофитотрон, состоящий из двух камер: верхней (съемной) для надземной части и нижней — для корней (КК). Общий вид микрофитотрона на три растения представлен на рис. 1, Б.

В отличие от известных конструкций в нашей камере для корней в качестве корнеобитаемой среды используется эластичная пористая пластина из поровинила или мипласта толщиной 1 мм, погруженная нижним концом в питательный раствор, уровень которого (3—4 см от дна КК) автоматически поддерживается с помощью поплавкового клапана. Пленочная модель почвы по сравнению с водной, песчаной и керамзитовой обеспечивает для корневых систем растений наиболее благоприятный водный, воздушный и минеральный режимы выращивания, исключая анаэробизм, снижая накопление токсических продуктов биогенного разрушения и замедляя старение корней (Ермаков, 1964, 1972).

Специфика формирования корневой системы при аэрогидролитовом способе выращивания растений позволяет максимально сократить объем прикорневой зоны и тем самым снизить инерционность процесса выравнивания газового состава в объеме нижней камеры.

Камера для корневых систем (320×220×220 мм) термостатирована, имеет двойные стенки из оргстекла со светонепроницаемым наружным покрытием. Площадь размещения корневых систем и объем прикорневой зоны составляют 13.8 дм² и 2 дм³ соответственно, что при принятых в эксперименте скоростях протягивания воздуха через КК (30—60 л/ч) позволяет фиксировать не только стационарные значения, но и относительно быстрые (5—10 мин) изменения интенсивности корневого дыхания. Штуцеры (4 шт.) газового тракта КК располагаются на передней (съемной) (рис. 1, Б, 2) и задней крышках. Герметизация съемной крышки обеспечивается прослойкой из губчатой резины и винтовым зажимом (рис. 1, Б, 1). Смотровые окна на боковых стенках корпуса нижней камеры (рис. 1, Б, 3) позволяют наблюдать за развитием корневых систем растений и уровнем питательного раствора. В рабочем состоянии окна закрыты светонепроницаемыми заслонками. Непрерывная аэрация питательного раствора осуществляется барботированием воздуха с помощью микрокомпрессора МК-2Л, установленного на выходе корневой камеры. Корни вводятся в камеру через отверстия в верхней крышке КК.

Верхняя камера (300×200×260 мм, объем 11 дм³) выполнена из оргстекла толщиной 12 мм и рассчитана на 3 растения с площадью листовой поверхности до 7—8 дм². Вмонтированный в камеру профилированный радиатор (рис. 1, Б, 4), по которому циркулирует вода из ультратермостата, позволяет регулировать температуру воздуха верхней камеры от 15 до 40° С. Растения освещаются лампами ДРЛФ-400 или ЗН-7. Длинноволновая радиация (>1200 нм) поглощается проточной водой (слой 4—5 см) в кювете, установленной на верхней крышке камеры (рис. 1, Б, 5). Для подвода воды и воздуха на боковых стенках верхней камеры расположены 6 штуцеров. На задней стенке камеры установлен микровентилятор (рис. 1, Б, 6) с электродвигателем постоянного тока ДПМ-30 для перемешивания воздуха.

Растения для опыта выращивали в чашках Петри (5—7 суток) и в фазе еще не раскрытых семядолей укрепляли на верхнем ребре поровиниловой корнеоби-

Рис. 1. Схема аппаратуры для регистрации газового, водного и теплового режимов надземной части растений и корневой системы (А) и общий вид микрофитотрона для синхронного измерения газообмена, водного и теплового режимов надземной и подземной частей растений (Б).

А: НВ — наружный воздух, БЕ — буферная емкость, М-1 и М-2 — маностаты, Р — ротаметры, ВК и КК — верхняя и корневая камеры микрофитотрона, ГР-1 и ГР-2 — газовые реле, АФИР — автоматический «физиолог» растений, 1—5 — микротерморезисторные датчики для измерения температуры воздуха (Θ_в), листьев (Θ_л), корневой системы (Θ_к), влажности воздуха (φ) и скорости движения жидкости по стеблю (РДЖ); 6—9 — блок селективных электродов для измерения концентрации К, Са, NO₃ и pH в питательном растворе (в проценте); ПР-3, ПР-7 и МК-2 — побудители расхода газа, АСК — аскарит, ОА-5501 — оптико-акустические газоанализаторы, Л — источник света, КС — контрольная газовая смесь.

Б: 1 — зажимное устройство, 2 — передняя крышка камеры для корней, 3 — смотровое окно с закрытой заслонкой, 4 — радиатор системы термостатирования верхней камеры, 5 — кювета с проточной водой, 6 — микровентилятор.

таемой пластины. По мере роста корневые системы занимают всю поверхность пластины. В возрасте около 1 месяца надземная часть по стеблю герметично изолируется от корней. Для герметизации стебля используются салники, пропитанные смесью воска с вазелином, и специальное зажимное устройство в крышке камеры, состоящее из подвижного и неподвижного полуколец, пришлифованных к основанию и плотно стыкующихся друг с другом с помощью двух штырей с винтовой нарезкой.

Как и в фитокамере более ранней конструкции (Карманов и др., 1984), через электрический разъем в верхнюю камеру вводятся миниатюрные терморезисторные датчики оригинальной конструкции: температуры воздуха, листьев и корней, относительной влажности воздуха, скорости движения жидкости по стеблю.

Интенсивность газообмена ($\text{мг CO}_2/\text{раст.} \cdot \text{ч}$) растений определяли с помощью оптико-акустического газоанализатора типа ОА-5501 (шкалы 0.01 и 0.05 % объемных CO_2) в открытой системе с учетом объемной скорости воздушного потока и калибровочного коэффициента (Карпушкин, 1971).

Расход проходящих через верхнюю и нижнюю камеры воздушных потоков регистрировался капиллярными реометрами и ротаметрами типа РС и РМ. Стабилизация давления в схеме газового тракта достигалась использованием водяного маностата. Наружный воздух в систему отбирался с высоты 20 м, очищался от пыли и влаги и подавался на вход камер. Коммутация газовых каналов (вход и выход камер, контроль точки нуля газоанализатора) осуществлялась с помощью газовых реле по программе, задаваемой местным командным прибором (типа КЭП-12У): вход—выход каждой из камер переключался через 5 мин; длительность цикла опроса камер составляла 10 мин; периодичность контроля точки нуля газоаналитического прибора и проверка его чувствительности — 1 ч.

При определении темнового дыхания надземной части растений объемная скорость воздушного потока через камеру составляла 40—80 л/ч, при измерении интенсивности фотосинтеза — 100—150, дыхания корневых систем — 30—60. Скорость прохождения воздуха через верхнюю камеру 100—150 л/ч оказалась оптимальной для получения и обработки информации об ассимиляции листьями CO_2 (разность концентрации CO_2 на входе и выходе камеры составляла 50—100 ppm), но недостаточной для нормализации влажности в камере (Tranquilini, 1964). В связи с этим был подключен дополнительный контур непрерывной осушки воздуха (объемная скорость 80—150 л/ч), обеспечивающий поддержание относительной влажности в верхней камере на уровне 70—85 %.

Транспирацию растений определяли по показаниям датчика относительной скорости движения жидкости, установленного в верхней камере у основания стебля. Для калибровки датчика в абсолютных величинах транспирации ($\text{г H}_2\text{O}/\text{ч}$) на выходе верхней камеры был вмонтирован хлористолитиевый датчик относительной влажности воздуха (Карманов, 1969), по данным которого с учетом температуры, давления и расхода воздуха в камере рассчитывалась интенсивность транспирации. Использование метода непрерывной регистрации скорости потока воды в интактных растениях позволяет оценить динамику водного обмена при вполне удовлетворительном совпадении показателей интенсивности транспирации и скорости движения жидкости по растению (Удовенко и др., 1980).

Расчет устьичного сопротивления диффузии водяному пару r_s и диффузионного сопротивления мезофилла листа потоку CO_2 r'_m выполнен по известной методике (Beardsell et al., 1973). Конвективный характер течения водяного пара через устьица незначительно (на 3—4 %) повышает интенсивность транспирации и не учитывался нами при определении r_s . Без большой погрешности при анализе хода r_s и r'_m можно пренебречь и диффузионным сопротивлением прилистного слоя, так как при скорости ветра в камере больше 0.9 м/с (слабое колебание листьев) оно составляет менее 0.2 с/см (Молдау, 1969).

Границы отклонений усредненных данных (опыты повторялись не менее 3 раз) с учетом аппаратурных погрешностей и вариабельности объекта исследований показаны на рис. 2—4 масштабными отрезками вертикальных линий.

Регистрацию физиологических показателей периллы масличной в вегетативном состоянии в возрасте около месяца проводили круглосуточно в течение

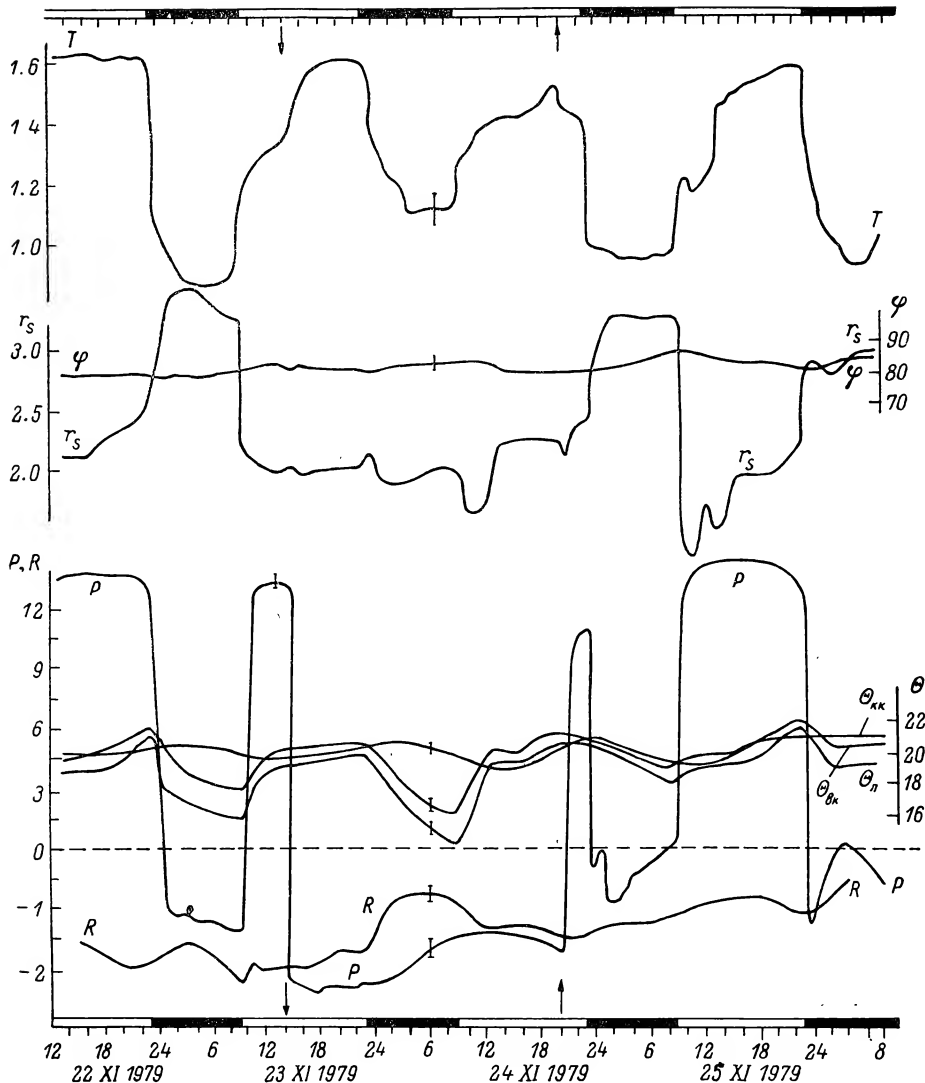


Рис. 2. Газообмен надземной части (P) и корневой системы (R), транспирация (T) и температурный режим растений при исключении CO_2 из атмосферы верхней камеры.

Стрелками обозначены моменты исключения атмосферной CO_2 (вниз) и восстановления нормальной атмосферы (вверх). T — интенсивность транспирации ($\text{г H}_2\text{O/раст. ч}$), P, R — углекислотный газообмен ($\text{в мг CO}_2\text{/раст. ч}$), φ — относительная влажность воздуха ($\%$) в верхней камере, r_s — диффузионное устьичное сопротивление потоку водяного пара, $\theta_{\text{вк}}$ — температура воздуха в верхней камере ($^{\circ}\text{C}$), $\theta_{\text{кк}}$ — температура воздуха в корневой камере ($^{\circ}\text{C}$), $\theta_{\text{л}}$ — температура листа ($^{\circ}\text{C}$). На горизонтальной оси — часы суток.

10—15 дней в условиях 14- и 17-часового дня и 10- и 7-часовой ночи. Площадь листьев одного растения в ходе эксперимента составляла $2.5\text{--}3\text{ дм}^2$, а сухой вес корневой системы к концу опыта достигал $0.41\text{--}0.67\text{ г}$.

Пластины для корней погружали в раствор Кнопса с добавлением хелатов микроэлементов («Хелаты металлов природных соединений. . .», 1974). Смену питательного раствора производили один раз в 2 дня.

Результаты исследования

Для изучения влияния фотосинтетического процесса на дыхание корневой системы создавались условия, приводящие к резкому сокращению или исключению фотосинтеза: снижение освещенности надземной части растений, исключение атмосферной углекислоты из верхней камеры и длительное затемнение растений.

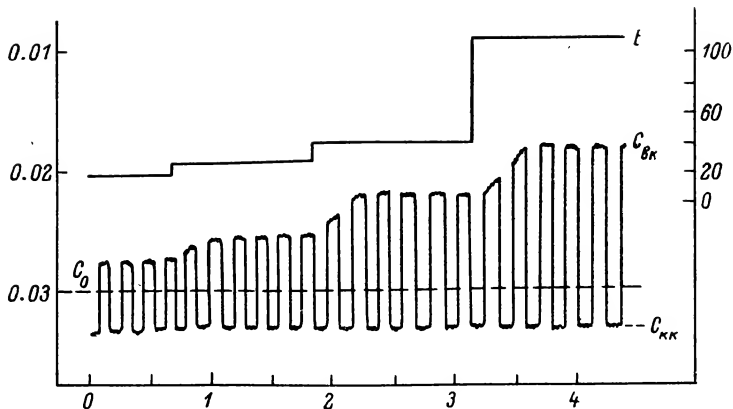


Рис. 3. Регистрация концентрации CO_2 на выходе верхней $C_{\text{вк}}$ и корневой $C_{\text{кк}}$ камер при кратковременных изменениях облученности (E) надземной части растений.

C_0 — концентрация CO_2 (0.03%) на входе верхней и корневой камер. На оси абсцисс — продолжительность опыта (часы), на осях ординат: слева — концентрация CO_2 (‰), справа — облученность (Вт/м^2).

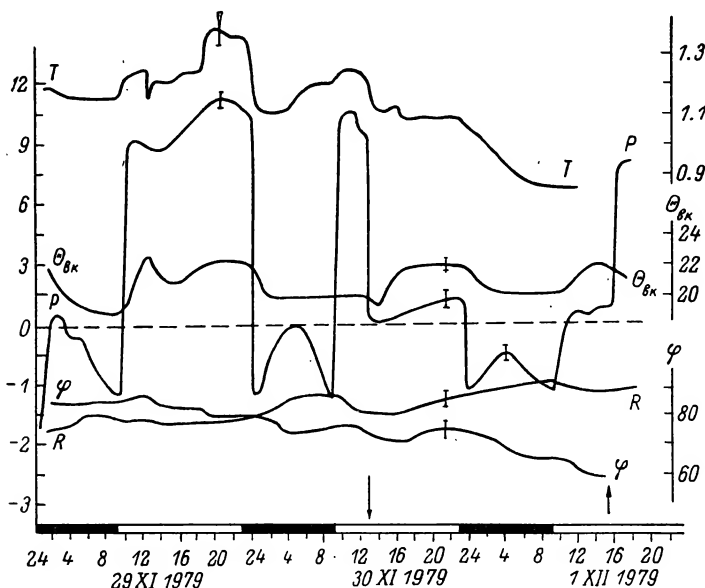


Рис. 4. Газообмен надземной части и корневой системы, транспирация и температурный режимы растений при длительном снижении интенсивности света.

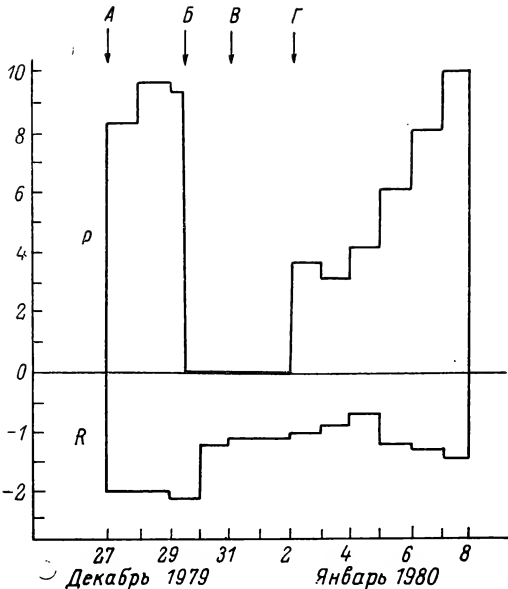
Стрелками показаны моменты снижения интенсивности света от 115 до 20 Вт/м^2 (вниз) и восстановления высокой освещенности (вверх). Остальные обозначения те же, что и на рис. 2.

В нормальных условиях (облученность 110—115 Вт/м^2 , 0.03% CO_2) не было выявлено резких колебаний фотосинтеза. Интенсивность фотосинтеза на одно растение достигала 10—14 $\text{мг CO}_2/\text{ч}$, а на единицу площади листьев — 4.1—4.9 $\text{мг CO}_2/\text{дм}^2 \cdot \text{ч}$. Выключение света вызывало быстрый переход от поглощения углекислоты надземной частью растений к ее выделению. Максимум выделения CO_2 , как правило, наблюдался через 30—40 мин после выключения света и достигал величин порядка 1.5—2.0 $\text{мг CO}_2/\text{раст.} \cdot \text{ч}$ (рис. 2 и 4). В дальнейшем интенсивность выделения CO_2 падала и к середине ночи (через 3—5 ч после выключения света) достигала минимума. К концу ночи общий баланс газообмена надземной части растений был в пользу выделения CO_2 .

Во всех опытах обнаружались вполне определенные изменения газообмена корневых систем в течение 7—9-часового темнового периода. После выключения света интенсивность выделения CO_2 корнями снижалась, достигая минимальных значений к середине ночи (рис. 2). В большинстве случаев за 1.5—

Рис. 5. Видимый фотосинтез (P) и дыхание корней (R) растений при исключении атмосферной CO_2 из верхней камеры и длительном затемнении растений.

Стрелками обозначены моменты установления газового и светового режима в верхней камере: А — нормальная атмосфера, 17-часовой день; Б — атмосфера без CO_2 , 17-часовой день; В — нормальная атмосфера, темнота; Г — нормальная атмосфера, 17-часовой день. На горизонтальной оси — даты проведения экспериментов, на оси ординат — интенсивность фотосинтеза P и дыхания корней R (мг CO_2 /раст.ч).



2 ч до включения света наблюдался некоторый подъем дыхания корней. Эти изменения, по-видимому, имеют эндогенный характер, поскольку статистически слабо коррелируют с колебаниями температуры, создаваемыми в ряде опытов как в верхней камере, так и в камере для корней.

Колебания фотосинтеза в течение 4—5 ч от максимальной величины при световом насыщении (10.2 мг CO_2 /раст.ч; 115 Вт/м²) до минимальной при слабой облученности (0.7 мг CO_2 /раст.ч; 20 Вт/м²) не нарушали стабильности дыхания корневой системы (рис. 3).

При снижении освещенности с помощью нейтральных светофильтров на длительный период (более 25 ч) дыхание корневых систем начинало ослабевать лишь через 4—6 ч; через 10—11 ч оно сокращалось почти на 20%. В ночной период снижение корневого дыхания прогрессировало и в последующие сутки оставалось на низком уровне даже после восстановления высокой освещенности и соответствующего повышения фотосинтеза (рис. 4).

В условиях сниженной интенсивности света изменялись водный и температурный режимы растений, как уже отмечалось в наших прежних опытах (Карманов и др., 1981): снижались транспирация, скорость водного потока по стеблю, абсолютная величина отрицательного температурного градиента лист—воздух (рис. 4).

При подавлении фотосинтетической ассимиляции CO_2 в безуглекислотной атмосфере на свету поглощение CO_2 надземной частью сменялось выделением CO_2 (рис. 2), которое можно расценивать как фотодыхание (Jackson, Volk, 1970; Zelitch, 1971, и др.). Дыхание корневой системы в первые 4—5 ч после ингибирования фотосинтеза оставалось почти неизменным, а затем начинало снижаться. Это снижение было особенно заметно в ночные часы, после выключения света. Начало светового периода на следующие сутки уже не сопровождалось соответствующим подъемом дыхания корней, оно оставалось на более низком уровне еще долгое время после нормализации процесса фотосинтеза в атмосфере обычного воздуха.

Экспозиция надземной части растений в атмосфере без CO_2 приводила к существенному уменьшению устьичного сопротивления диффузии водяного пара r_s : в ночной период не наблюдалось типичное для нормальных условий увеличение r_s , что, очевидно, было связано с увеличением степени открытости устьиц. Это нашло отражение и в некоторой интенсификации водного обмена: в ускорении передвижения водного потока по растению в дневные часы и в уменьшении степени его снижения ночью (рис. 2).

Пребывание побегов периллы масличной в безуглекислотной атмосфере вызвало увеличение диффузионного сопротивления потоку CO_2 мезофилла листа r_m : в то время как до изъятия CO_2 r_m составляло 12.4—16.0 с/см, в безуглекислотной атмосфере (24 XI 1979, рис. 2) оно достигало значений 25.0—28.5 с/см. При этом устьичное сопротивление диффузии CO_2 фактически не изменялось и, составляя меньшую компоненту общего сопротивления диффузии CO_2 из атмосферы к хлоропласту, оставалось в пределах 3.2—3.9 с/см.

Длительное исключение углекислоты из атмосферы надземной части в последующие сутки после восстановления нормальной атмосферы приводило к уменьшению ночного дыхания побегов вплоть до темновой фиксации CO_2 в ночные часы (рис. 2 и 4: см. кривые 29 XI 1979, изъятие CO_2 — 27 XI 1979, 14 ч, восстановление нормальной атмосферы — 28 XI 1979 в 14 ч).

При длительном затемнении растений (более 70 ч), предварительно выдержанных в течение суток в атмосфере без CO_2 , сохранялась низкая величина выделения углекислоты корнями. С возобновлением освещения фотосинтез после долгой депрессии только через 6 суток восстанавливался до прежней интенсивности, наблюдавшейся до воздействия угнетающих его факторов, а дыхание корневых систем за 7 суток так и не достигло исходного уровня (рис. 5).

Выделение CO_2 корнями периллы масличной оказалось устойчивым к дефолиации. Так, срезание $\frac{1}{3}$ листьев не отразилось на дыхательной активности корней. И лишь полная дефолиация вызывала через несколько часов снижение углекислотного газообмена корневых систем.

Обсуждение результатов

Немногочисленные литературные данные о влиянии метаболизма надземной части растений на дыхание корней носят весьма противоречивый характер. Так, T. Neales и J. Davies (1966), A. Osman (1971) описывают быструю реакцию дыхания корневой системы пшеницы на изменение условий фотосинтеза. Уже через 40 мин после начала фотосинтеза были замечены изменения и в скорости дыхания корней проростков *Tsuga canadensis* (Szaniawski, Adams, 1974). Достаточно быстрые (через 1—1.5 ч) изменения при смене освещенности зарегистрированы в скорости поглощения кислорода корнями подсолнечника (Frossard, 1976) и в интенсивности выделения CO_2 корнями бобовых (Minchin et al., 1977).

Напротив, значительная функциональная автономность корней была обнаружена у ряда злаков (Schiebe et al., 1959; Wiedenroth, Poskuta, 1978). При изучении суточной ритмики дыхания корней *Lolium multiflorum* наблюдалось значительное (на 5—6 ч) запаздывание их ответной реакции на включение света (Hansen, 1977).

Такая несогласованность полученных результатов может быть объяснена разнообразием использованного биологического материала. Однако не исключена и причина чисто методического характера, так как полная герметизация надземной части от корневой системы, необходимая при проведении синхронных измерений составляющих газообмена растений, представляет определенные трудности, в особенности при работе со злаками.

Проведенные нами исследования показали, что у периллы масличной влияние надземной части на дыхательный процесс корневой системы очевидно. Вместе с тем корни обладают достаточно большой функциональной независимостью. Быстрые, краткосрочные (в течение 1—2 ч) изменения фотосинтетической ассимиляции CO_2 и водного режима побегов не отражаются на газообмене корней. Углекислотный метаболизм корней начинает реагировать на угнетение фотосинтеза лишь спустя 5—6 ч после начала воздействия неблагоприятных условий (исключение атмосферной CO_2 , снижение освещенности, затемнение) на надземную часть.

В данной работе не ставилась цель детального изучения суточного хода газообмена облиственных побегов периллы масличной, однако имеющиеся данные позволяют обнаружить определенную сопряженность в динамике компонентов газообмена на свету и в темноте.

Так, исключение атмосферной углекислоты приводит в дальнейшем по возвращении растений в атмосферу нормального воздуха не только к депрессии видимого фотосинтеза, но и к значительному спаду выделения CO_2 надземной частью в течение ночи, причем исходный уровень фотосинтеза восстанавливается быстрее, чем интенсивность дыхания в темноте. При отсутствии специального анализа трудно установить, какие составляющие газообмена на свету и в темноте испытывают в условиях эксперимента наибольшие колебания. Исключение атмосферной CO_2 может не только дезорганизовать фотосинтетический аппарат, но и стимулировать выделение CO_2 за счет фотодыхания. Снижение

дыхательного газообмена в ночной период можно скорее отнести за счет сокращения темнового дыхания, так как в соответствии с литературными данными (Мокроносов, 1964) трудно ожидать усиления темновой фиксации углекислоты после экспозиции в атмосфере без CO_2 . После экспозиции в безуглекислотной атмосфере на фоне малого по величине устойчивого сопротивления наблюдается резкое повышение сопротивления мезофилла r_m , что, по-видимому, следует отнести за счет биохимической компоненты r_m , поскольку исключение CO_2 из атмосферы наряду с изменением ионного режима клетки неизбежно нарушает нормальную сопряженность звеньев в биохимических цепях и циклах. При этом угнетается регенерация РДФ, снижается активность карбоксилирующих ферментов, тормозится вся система реакций от синтеза ФГК до образования сахарозы и крахмала, сокращается синтез белков, нарушается биоэнергетика клетки, обедняются фонды АТФ и НАДФ. H_2 (Мокроносов, Некрасова, 1965, 1967).

При снижении интенсивности фотосинтеза в условиях низкой освещенности растений днем выделение углекислоты побегами периллы масличной в ночное время снижается к середине ночи в меньшей степени по сравнению с контролем. Поскольку дыхание является важным источником энергии для растений, то в указанных условиях его усиление до известной степени способствует оптимизации энергетического режима. Отсутствие такой компенсации при действии безуглекислотной атмосферы, по-видимому, объясняется нарушениями, вызванными исключением атмосферной CO_2 .

Таким образом, изменение интенсивности важнейших физиологических функций надземной части растений далеко не всегда отражается на течении физиологических процессов в корневой системе. У периллы масличной сдвиг корневого дыхания наблюдался только при длительном изменении фотосинтеза и водного режима.

Эти факты заставляют предположить трофический характер влияния надземной части на корневую систему. Однако не исключено, что иная постановка эксперимента может выявить и другую, более оперативную взаимосвязь между корнями и побегами (Карманов и др., 1974; Оприлов, 1977).

Замедленная реакция корневой системы на изменение условий обитания надземной части способствует гомеостазу корней и, по-видимому, имеет приспособительный характер. В естественных условиях колебания внешних факторов (температуры, влажности, освещенности и др.) в надземной сфере более значительны, чем в корнеобитаемой среде. Сиюминутная реакция корней на функциональные изменения в побегах неблагоприятно отразилась бы на ходе корневого метаболизма, ответственного за ряд процессов синтеза, важных для целого растения (Курсанов, 1960; Рубин, 1963; Казарян, 1969).

Тем не менее автономия корневой системы носит относительный характер, неизменно нарушаясь при длительном влиянии со стороны надземной части. Это иллюстрирует функционирование растения как целостного организма с характерными взаимосвязями между отдельными органами и системами. Исследование механизма таких связей необходимо для более глубокого понимания зависимости продукционного процесса растений от условий внешней среды.

ЛИТЕРАТУРА

- Ермаков Е. И. (1964). Пленочный метод беспочвенного выращивания растений. Докл. ВАСХНИЛ, 5. — Ермаков Е. И. (1972). Фитокамера с пленочной моделью почвы. Вестник с. х. наук, 4. — Казарян В. О. (1969). Старение высших растений. М., Наука. — Карманов В. Г. (1969). Использование микротерморезисторной техники для получения информации о среде и жизнедеятельности растений. Сб. трудов по агрономич. физике, 24. — Карманов В. Г., Лялин О. О., Мамулашвили Г. Т., Мелешенко С. Н., Никитин В. А., Радченко С. С. (1974). Динамика водного обмена высшего растения и ее информационная роль. Физиол. и биохим. культ. раст., 6, 1. — Карманов В. Г., Одуманова-Дунаева Г. А., Соловьев Е. В. (1981). Сопряженные изменения фотосинтеза, водного и теплового режимов растений в зависимости от факторов внешней среды. Бот. ж., 66, 4. — Каролин А. Ю., Молдау Х. А. (1976). Факторостатная камера с регистрацией транспирации и CO_2 -обмена надземных и подземных частей растения. Физиол. раст., 23, 3. — Карпушкин Л. Т. (1971). Применение инфракрасного газоанализатора для изучения CO_2 -газообмена растений. В кн.: Биофизические методы в физиологии растений. М., Наука. — Курсанов А. А. (1960).

Взаимосвязь физиологических процессов в растениях. М., Изд. АН СССР. — Л а п т е в В. В., Н и л о в с к а я Н. Т. (1968). Герметическая установка для изучения газообмена и водообмена растений. С. х. биология, 3, 6. — М о л д а у Х. А. (1969). О сопротивлении транспирации в газовой фазе. В кн.: Вопросы эффективности фотосинтеза. Тарту. — М о к р о н о с о в А. Т. (1964). Взаимосвязь фотосинтетической и темновой ассимиляции CO_2 в углеродном питании растений. Бот. ж., 49, 7. — М о к р о н о с о в А. Т., Н е к р а с о в а Г. Ф. (1965). Каталитическая роль CO_2 в ассимиляции углерода. ДАН СССР, 165, 5. — М о к р о н о с о в А. Т., Н е к р а с о в а Г. Ф. (1967). Фотосинтетический метаболизм углерода при дефиците CO_2 . ДАН СССР, 173, 6. — О п р и т о в В. А. (1977). Распространяющееся возбуждение у высших растений. (Обзор). Успехи соврем. биол., 83, 3. — Р у б и н Г. А. (1963). Современные представления о роли корневой системы в жизнедеятельности растительного организма. Вестн. с. х. науки, 6. — У д о в е н к о Г. В., Г о н ч а р о в а Э. А., К а р м а н о в В. Г., Р а д ч е н к о С. С. (1980). Кинетические исследования зависимости скорости водного потока в растениях от внешних условий. Физиол. раст., 27, 1. — Х е л а т ы металлов природных соединений и их применение. (1974). Тбилиси, Мецниереба. — A n d r é M., M a s s i m i n o D., D a g u e n e t A. (1978). Daily patterns under the life cycle of a maize crop. Physiol. Plant, 43, 4. — B e a r d s e l l M. F., M i t c h e l l K. J., T h o m a s R. G. (1973). Transpiration and photosynthesis in soybean. J. Exp. Bot., 24, 80. — F r o s s a r d J. S. (1976). Relations entre l'éclairement des feuilles et l'absorption d'oxygène par les racines chez le Tournesol (*Helianthus annuus* L.). Ann. agron., 27, 4. — H a n s e n G. K. (1977). Adaptation to photosynthesis and diurnal oscillation of root respiration rates for *Lolium multiflorum*. Physiol. Plant., 39, 4. — H a n s e n G. K., J e n s e n C. R. (1977). Growth and maintenance respiration in whole plants, tops and roots of *Lolium multiflorum*. Physiol. Plant., 39, 2. — J a c k s o n W. A., V o l k R. J. (1970). Photorespiration. Ann. Rev. Plant Physiol., 21. — L o u w e r s e W., v a n O o r s c h o t J. L. P. (1969). An assembly for routine measurements for photosynthesis, respiration and transpiration of intact plants under controlled conditions. Photosynthetica, 3, 4. — M c C r e e K. J. (1970). An equation for the rate of respiration of white clover plants grown under controlled conditions. In: Prediction and measurement of photosynthetic productivity. PUDOC, Wageningen. — M i n c h i n F. R., N e v e s M. C. P., S u m m e r f i e l d R. J., R i c h a r d s o n A. S. (1977). A chamber designed for continuous long-term monitoring of legume root respiration. J. Exp. Bot., 28, 103. — N e a l e s T. S., D a v i e s J. A. (1966). The effect of photoperiod duration upon the respiratory activity of the roots of wheat seedlings. Austr. J. Biol. Sci., 19, 3. — O s m a n A. M. (1971). Root respiration of wheat plants as influenced by age, temperature and irradiation of shoots. Photosynthetica, 5, 2. — S c h ä f e r K. (1971). Zur quantitativen Bestimmung der Atmung von Gräserwurzeln. Z. Acker- und Pflanzenbau, 133, 2. — S c h i e b e A., M e y e r H., D r e w e r H. (1959). Vergleichende Untersuchungen zur Atmungsintensität der Wurzeln unterschiedlicher Genotypen bei Getreidearten. Z. Acker- und Pflanzenbau, 108, 2. — S z a n i a w s k i R. K., A d a m s M. S. (1974). Root respiration of *Tsuga canadensis* seedlings as influenced by intensity of net photosynthesis and dark respiration of shoots. Amer. Midl. Natur., 91. — T r a n q u i l l i n i W. (1964). Blattemperatur, Evaporation und Photosynthese bei verschiedener Durchströmung der Assimilationsküvette. Ber. Deutsch. Bot. Ges., 77, 6. — W i e d e n r o t h E., P o s k u t a J. (1978). Photosynthesis, photorespiration, respiration of shoots and respiration of roots of wheat seedlings as influenced by oxygen concentration. Z. Pflanzenphysiol., 89, 3. — W i l l i a m s G. J., K e m p P. R. (1978). Simultaneous measurement of leaf and root gas exchange of shortgrass prairie species. Bot. Gaz., 139, 2. — Z e l i t c h I. (1974). Photosynthesis, photorespiration and plant productivity. Acad. Press., N. Y.—London.

Агрофизический институт,
Ленинград.

Получено 30 VII 1980.

S U M M A R Y

The original microphytotron for continuous and simultaneous recording of photosynthesis (P), shoot respiration, root respiration (R), water and heat regimes of plants was constructed. The characteristic feature of the root chamber of the microphytotron is the utilization of a porous porovinil or miplast plate as root medium. The photosynthesis was recorded by the infrared CO_2 analyzer OA-5501; environmental conditions and water- and heat regimes of plants were recorded by the original thermistors of high sensibility. The limits of the physiological autonomy of roots and their dependency upon the photosynthesis of shoots were investigated. The root respiration decreased in darkness (reaching a minimum in the middle of the night). At transitory changes of the light intensity (from 115 up to 20 Wt/m^2) R was constant. Only long reduction of radiation leads to the decrease in R in 4–5 hours. The inhibition of P in the atmosphere without CO_2 leads to the decrease in R in 5 hours after the beginning of the experiment. The depression of R is more pronounced in darkness and is observed for a long time after restoration of photosynthesis in the normal atmosphere. The exclusion of CO_2 from the atmosphere results in the decrease of the diffusion resistance of leaves to the water vapour and increase of the mesophyll resistance. Long darkening of plants results in the decrease and continuous depression of R .

СООБЩЕНИЯ

УДК 578.088.1 : 582.951

М. Я. Школьник, Л. Н. Абышева

ДЕЙСТВИЕ ВЫСОКИХ КОНЦЕНТРАЦИЙ ХРОМА,
НИКЕЛЯ И БОРА НА СОДЕРЖАНИЕ ФЛАВОНОЛОВ
В ЛИСТЯХ *LYCOPERSICON ESCULENTUM* (SOLANACEAE)

M. YA. SHKOLNIK, L. N. ABYSHEVA. THE INFLUENCE OF HIGH CONCENTRATIONS OF CHROMIUM, NICKEL AND BORON UPON THE CONTENT OF FLAVONOLS IN THE LEAVES OF *LYCOPERSICON ESCULENTUM* (SOLANACEAE)

Показано, что высокие тератогенные дозы хрома и бора ведут к накоплению флавонолов и ингибитора роста флавонол-3-гликозида. Высокие дозы никеля оказывают такое действие только при отчетливо выраженных, но еще недалеко зашедших признаках повреждения растений; при далеко зашедшем повреждении этого не наблюдается. Полученные данные подтверждают высказанную ранее гипотезу (Школьник, 1974; Школьник и др., 1978; Смирнов, Крупникова, 1978), согласно которой причиной появления тератологических изменений является накопление фенолов и хинонов. В связи с имеющимися данными о снижении содержания ауксинов под действием некоторых тератогенов делается заключение, что тератогены ведут к нарушению гормональной регуляции, смещению баланса ауксинов и фенольных ингибиторов роста в сторону последних. В работе приведены доказательства, что взрослые растения более устойчивы к высоким концентрациям хрома, никеля и бора, чем молодые.

В последнее время в исследованиях физиологических причин тератологических изменений у растений придается большое значение роли фенолов и их окисленных производных — хинонов (Школьник, 1974; Школьник и др., 1978; Смирнов, Крупникова, 1978). М. Я. Школьник, Ю. С. Смирнов и Д. И. Стом (1978), которым удалось индуцировать тератологические изменения с помощью токсических количеств фенолов и хинонов, предположили, что накопление фенолов и хинонов является причиной появления тератологических изменений под действием разнообразных агентов.

Недавно Смирнов (1978) получил косвенные доказательства в пользу этой гипотезы. Он обнаружил, что под действием тератогенных концентраций никеля, хрома и бора в разных органах подсолнечника происходит значительное повышение активности полифенолоксидазы, что косвенно указывает на увеличение содержания окисленных фенолов — хинонов.

В задачу настоящего исследования входила проверка упомянутой гипотезы в части, касающейся накопления фенолов под действием тератогенов. С этой целью изучали изменение суммы флавонолов и флавонол-3-гликозида под влиянием высоких концентраций хрома, никеля и бора, которые вызывают тератологические изменения у растений (Школьник, Смирнов, 1970). Флавонол-3-гликозид был избран потому, что ранее было обнаружено накопление в листьях томатов этого ингибитора фенольной природы под влиянием такого сильного тератогенного фактора, как недостаток бора (Школьник, Абышева, 1975). Суммарное определение флавонолов нас интересовало потому, что в указанной работе мы наблюдали накопление при недостатке бора и другого флавонола, свойственного молодым листьям и верхушкам стеблей томатов и обладающего, по данным Р. Ф. Процко (1971), также сильным ингибирующим действием.

Объектом исследования служили растения *Lycopersicon esculentum* Mill. сорт Талалихин. Растения выращивали в водных культурах в вегетационном домике летом 1978 г. Питательной средой служил раствор Кнопа с добавлением бора 0.5 мг/л (контроль). Опытным растениям давали высокие дозы микроэлементов, которые вносили в питательный раствор за несколько дней до намеченного срока фиксации растений: бора в виде борной кислоты в количествах 20.0—50.0 мг/л, хрома в виде CrO_3 — 1.5—6.5, никеля в виде соли $\text{NiSO}_4 \times 7\text{H}_2\text{O}$ — 1.5—5.0.

Материал фиксировали этиловым спиртом. Флавоноиды определяли в пробах нижних и средних ярусов листьев с 6—8 растений или верхних ярусов листьев с 8—12 растений. Опыты ставились в 2-кратной повторности, с 2- или 3-кратным числом повторностей анализов.

Содержание флавонол-3-гликозида определяли с помощью методики Т. А. Волхонской (1976), несколько видоизмененной нами.

Фенольные соединения экстрагировали 96- и 70%-м этиловым спиртом. Растительный материал растирали с кварцевым песком, добавляли этанол и центрифугировали. Экстракт упаривали в токе холодного воздуха, остаток обрабатывали петролейным эфиром для удаления пигментов, смол, жиров и т. д. и после растворения в малом объеме 70%-го этанола хроматографировали. Оптимальное разделение фенольных соединений листьев томатов достигалось в системе n -бутанол + CH_3COOH + H_2O (40 : 12 : 28) на бумаге $\text{FN}\# 11$ восходящим способом. Пятно флавонол-3-гликозида опрыскивали 10%-м спиртовым раствором хлористого алюминия, вырезали и исчерпывающе элюировали 96%-м этанолом на кипящей водяной бане.

Для определения суммарного содержания флавонолов использовали метод И. К. Мурри (1959), основанный на образовании флавонолами желтой окраски с раствором хлористого алюминия в присутствии избытка уксуснокислого натрия. Количественное определение флавонолов и флавонол-3-гликозида проводили колориметрически на ФЭК-56 при синем светофильтре. Калибровочные кривые строили по рутину.

Анализ хроматографического разделения этанольных экстрактов из листьев томатов показал наличие пятен фенолов, относящихся к различным группам фенольных соединений: фенолкарбоновым кислотам, флавоноидам и др. Один из флавоноидов представлен в листьях томатов в значительно больших количествах по сравнению с другими. Это соединение было нами идентифицировано как флавонол-3-гликозид. Кроме того, на большинстве хроматограмм обнаруживался еще один рядом расположенный флавонол. По местоположению на хроматограммах, величине R_f , окраске пятна в видимом и УФ свете этот флавонол во многом совпадает с фенолом, специфичным для молодых листьев и верхушек стеблей, который, как уже указывалось, также обладает сильным ингибирующим действием (Процко, 1971).

Результаты и обсуждение

Три опыта с разными концентрациями никеля, хрома и бора проводили одновременно с 3 июня по 4 июля. За 6 дней до фиксации 25-дневные растения, выращенные на растворе Кнопа с бором, помещали в питательный раствор, содержащий высокие дозы хрома, бора или никеля.

При всех концентрациях микроэлементов наблюдалось значительное повреждение растений. Высокие концентрации хрома вызывали хлороз. Высокие дозы бора вели к хлорозу и часто — к отмиранию кончиков верхних и краев нижних листьев. Больше всего были повреждены растения, получившие высокие дозы никеля. Признаки повреждения от избытка никеля были очень специфичны: на всех листьях появлялись различные по величине некротические пятна, у растений при концентрации никеля 1.5 и 2.5 мг/л на небольшом участке стебля выше первого листа происходили, кроме того, побурение ткани и частичное усыхание стебля, такая же «перетяжка» образовывалась на границе гипокотили и корня. У этих же растений на всех листьях, кроме первых (считая

снизу), появлялись отдельные участки некротической ткани. При самой высокой концентрации никеля подавление роста стебля и корня растений было наиболее сильным. Однако при наличии некротических пятен побурение и частичное усыхание отдельных участков стебля почти не наблюдались. В вариантах с никелем происходило отмирание точек роста, чего не отмечалось под действием высоких доз хрома и бора. Этот факт был впервые обнаружен в работе Школьника и Смирнова (1970).

Растения к моменту фиксации имели четыре вполне сформировавшихся листа и несколько мелких верхушечных листьев.

Данные о подавлении роста стебля и главного корня под влиянием каждого из микроэлементов в трех исследованных концентрациях приведены в табл. 1.

ТАБЛИЦА 1
Влияние высоких концентраций бора, хрома и никеля
на длину стебля и главного корня 31-дневных томатов

Варианты опытов	Дозы микроэлементов, мг/л	Длина стебля, см	Длина главного корня, см
О п ы т № 1			
Контроль	0	10.2±0.39	15.0±0.84
Хром	1.5	8.0±0.22	15.6±0.67
Никель	1.5	7.1±0.25	13.2±0.98
Бор	20.0	8.8±0.24	10.4±0.76
О п ы т № 2			
Контроль	0	11.6±0.28	16.7±0.60
Хром	2.5	6.8±0.24	10.8±0.61
Никель	2.5	5.8±0.28	11.4±0.87
Бор	40.0	8.8±0.15	9.8±0.63
О п ы т № 3			
Контроль	0	10.8±0.30	14.9±0.75
Хром	5.0	6.1±0.09	10.8±0.63
Никель	5.0	4.3±0.35	8.8±0.55
Бор	50.0	7.8±0.26	7.8±0.34

Как видно из приведенных данных, с повышением концентрации всех трех микроэлементов усиливается подавление роста стебля и главного корня. Наибольшее подавление роста стебля наблюдалось под действием никеля, особенно самой высокой дозы, хотя при этой концентрации некрозы на листьях были менее выражены, чем при первых двух. Наиболее сильное подавление роста главного корня происходило под влиянием самой высокой концентрации бора.

Как видно из приведенных данных (табл. 2), верхние, более молодые листья отличаются более высоким содержанием суммы флавонолов и флавонол-3-гликозида. Во всех трех опытах под влиянием хрома и бора повышается содержание как суммы флавонолов, так и количества флавонол-3-гликозида. Самое сильное действие на накопление фенолов оказывал хром, под влиянием которого содержание суммы флавонолов в нижних листьях растений первого опыта увеличивалось почти в 4 раза, а в верхних — в 6 раз. Увеличение содержания флавонол-3-гликозида тоже было очень значительным — оно соответственно увеличивалось в листьях этого же опыта в 3.8 и в 3.0 раза. Высокие дозы бора значительно повышали содержание суммы флавонолов, но гораздо в меньшей степени увеличивали содержание флавонол-3-гликозида, количество которого существенно увеличивалось только в верхних листьях.

Высокие дозы никеля в первых двух опытах не оказали влияния на содержание как суммы флавонолов, так и флавонол-3-гликозида, что, возможно, объясняется их резко токсическим действием. В опыте № 3, где подавление роста растений под действием никеля было более сильным, но почти не проявлялось побурения и усыхания участков стебля, наблюдалось небольшое повышение содержания флавонол-3-гликозида в нижних листьях и значительное — в верхних.

ТАБЛИЦА 2

Содержание (в мг/г сырой массы) суммы флавонолов и флавонол-3-гликозида в листьях 31-дневных томатов при избытке микроэлементов

Варианты опытов	Дозы микроэлементов, мг/л	Листья (считая снизу)	Сумма флавонолов	Флавонол-3-гликозид
О п ы т № 1				
Контроль	0	1-й и 2-й	2.00	1.24
Хром	1.5	То же	7.71	4.67
Никель	1.5	» »	—	1.31
Бор	20.0	» »	4.85	1.38
Контроль	0	3-й и 4-й	2.15	1.89
		с верхушкой		
Хром	1.5	То же	12.90	5.88
Никель	1.5	» »	2.17	1.37
Бор	20.0	» »	2.73	2.85
О п ы т № 2				
Контроль	0	1-й и 2-й	1.84	1.28
Хром	2.5	То же	8.13	3.11
Никель	2.5	» »	1.92	1.34
Бор	40.0	» »	5.42	1.38
Контроль	0	3-й и 4-й	2.85	1.11
		с верхушкой		
Хром	2.5	То же	10.25	1.91
Никель	2.5	» »	2.87	1.17
Бор	40.0	» »	3.39	1.59
О п ы т № 3				
Контроль	0	1-й и 2-й	1.50	1.21
Хром	5.0	То же	9.53	3.35
Никель	5.0	» »	—	1.32
Бор	50.0	» »	3.04	1.45
Контроль	0	3-й и 4-й	3.31	1.66
		с верхушкой		
Хром	5.0	То же	12.80	5.99
Никель	5.0	» »	—	3.67
Бор	50.0	» »	7.34	2.34

Приведенные данные о накоплении суммы флавонолов и ингибитора роста флавонол-3-гликозида подтверждают высказанную ранее гипотезу (Школьник, 1974; Смирнов, Крупникова, 1978; Школьник и др., 1978), согласно которой действие тератогенов обусловлено накоплением фенолов. Это легко понять, если учесть способность фенолов нарушать структуру ДНК (Казакова, Чеботарь, 1969; Одинцова и др., 1976), структурную целостность хромосом и митотическую активность (Крогулевич, Стом, 1969; Amor, Ali, 1969).

Недавно одним из нас (Школьник, 1981) было обращено внимание на то, что причину появления тератологических изменений необходимо трактовать шире, не сводя ее только к накоплению фенолов и хинонов. Как известно из литературных данных (Runcova et al., 1972; Баранов, 1979), фенолы ведут к уменьшению содержания ауксинов, поэтому есть основание считать, что под влиянием тератогенов одновременно с накоплением фенолов снижается содержание ауксинов, т. е. происходит нарушение гормональной регуляции — смещение баланса ауксинов и фенольных ингибиторов роста в сторону последних. Это мнение подкрепляется тем, что снабжение растений ауксином может значительно уменьшить количество терат (Dancy et al., 1975). Кроме того, показано, что такие тератогенные факторы, как цинковая и борная недостаточность, ведут одновременно с увеличением содержания фенолов к уменьшению содержания ауксинов (Skoog, 1940; Reed, Dufrenoy, 1942; Perkins, Aronoff, 1956; Школьник и др., 1964; Школьник, Абышева, 1971).

После обнаружения значительного увеличения содержания флавонолов под влиянием высоких концентраций микроэлементов возник вопрос, насколько оно сохраняется с возрастом и нет ли различий в чувствительности растений

разных возрастов к указанному действию высоких доз микроэлементов? Наибольшее повышение содержания фенолов вызывал хром, поэтому мы сосредоточили исследование на влиянии этого элемента.

Для исследований были использованы растения первого опыта, поставленного 3 июня. Растения получали дополнительную дозу хрома, равную 1.5 мг/л, которая вносилась, когда они достигли возраста 32 дней. По истечении 9 дней в отличие от того, что наблюдалось в опыте № 1, растения не проявляли признаков повреждения, что указывало на бóльшую устойчивость к высоким дозам хрома более взрослых растений. Чтобы добиться повреждения, растениям в возрасте 41 дня был дополнительно внесен хром в высокой концентрации (5 мг/л). Через 4 дня (т. е. в возрасте 45 дней) растения фиксировали для анализа. Хотя у них и проявлялось повреждение, но оно было значительно слабее выражено (табл. 3), чем у более молодых растений опыта № 1 (табл. 1).

ТАБЛИЦА 3
Влияние высокой дозы хрома на длину стебля
и главного корня 45-дневных растений томатов

Варианты опыта	Доза микроэлемента, мг/л	Длина стебля, см	Длина главного корня, см
Контроль	0	30.4±0.54	17.3±0.70
Хром	1.5±5.0	28.0±0.78	15.4±1.09

Сравнение данных табл. 3 и 1 подтверждает, что более взрослые растения значительно легче переносят высокие дозы хрома. Р. Гудериан (1979) отмечает, что поглощение SO₂ растениями по мере увеличения возраста снижается. Не исключено, что это относится и к поступлению хрома, однако решающим в уменьшении токсичности хрома с возрастом растений, как нам представляется, является повышение устойчивости более взрослых растений к этим дозам.

В этом опыте, как и в последующих двух, определялось только содержание ингибитора роста флавонол-3-гликозида. Обращает на себя внимание то, что содержание флавонол-3-гликозида в листьях всех ярусов растений контрольного варианта значительно выше, чем в листьях более молодых растений в предыдущих трех опытах (табл. 4). Это означает, что с возрастом увеличивается содержание фенольных соединений в листьях. Высокие дозы хрома и в этом опыте очень сильно повышали содержание флавонол-3-гликозида.

ТАБЛИЦА 4
Влияние высоких доз хрома на содержание
флавонол-3-гликозида (мг/г сырой массы)
в листьях разного яруса 45-дневных растений

Варианты опыта	Доза микроэлемента, мг/л	Листья (считая снизу)	Флавонол-3-гликозид
Контроль	0	1-й и 2-й	4.13
	0	3-й и 4-й	2.63
	0	5-й и 6-й	4.88
	0	7-й и 8-й	7.68
Хром		с верхушкой	
	1.5±5.0	1-й и 2-й	7.62
	1.5±5.0	3-й и 4-й	5.37
	1.5±5.0	5-й и 6-й	14.27
	1.5±5.0	7-й и 8-й	18.95
		с верхушкой	

Для изучения влияния возраста растений на устойчивость к высоким концентрациям никеля и бора были проведены опыты №№ 5 и 6. Опыты были поставлены одновременно 29 июня. Продолжительность опыта № 5 была равна 27 дням. Фиксацию растений проводили 25 июля. Высокие дозы микроэлементов

тов вносили в питательный раствор за 6 дней до фиксации. Продолжительность опыта № 6 — 32 дня. Растения были зафиксированы 1 августа. За 4 дня до этого они получили высокие дозы микроэлементов. Они были значительно более продвинуты в своем развитии, чем растения опыта № 5. В то время как последние имели только четыре сформировавшихся листа, растения опыта № 6 имели по шесть сформировавшихся листьев, помимо мелких верхушечных.

В опыте № 5 по сравнению с опытом № 6 концентрация хрома была в 3, никеля в 2 раза ниже, бора на 20% ниже. Несмотря на то что более молодые растения опыта № 5 получали значительно более низкие концентрации всех трех микроэлементов, особенно хрома и никеля, признаки повреждения у них были выражены значительно сильнее. Особенно это проявлялось на растениях варианта с никелем, у которых появлялись обширные некрозы на пластинках 2-го, 3-го и 4-го листьев, а верхушечные листья были скручены. Некротические участки возникали иногда даже у основания первого листа и на верхней части стебля. В опыте № 6 при более высокой дозе этого микроэлемента некротические участки образовались только в ограниченном количестве и отсутствовало частичное усыхание стебля.

Более сильное повреждение растений в опыте № 5 наблюдалось вследствие того, что растения в период получения высоких доз микроэлементов находились по сравнению с растениями опыта № 6 в условиях значительно более высокой температуры, когда, согласно данным Гудериана (1979), токсичность высоких концентраций микроэлементов повышается. Все эти факты подтверждают сделанный нами вывод, что молодые растения менее выносливы к высоким концентрациям микроэлементов, чем более взрослые.

ТАБЛИЦА 5

Содержание флавонол-3-гликозида (мг/г сырой массы) в листьях томатов 27- и 32-дневного возраста при избытке микроэлементов

Варианты опытов	Дозы микроэлементов, мг/л	Листья (считая снизу)	Флавонол-3-гликозид	Варианты опытов	Дозы микроэлементов, мг/л	Листья (считая снизу)	Флавонол-3-гликозид
Опыт № 5 (27-дневные растения)				Опыт № 6 (32-дневные растения)			
Контроль	0	1-й и 2-й	1.73	Контроль	0	1-й и 2-й	1.15
Хром	2.5	То же	6.08	Хром	7.5	То же	2.44
Никель	2.5	» »	0	Никель	5.0	1-й и 2-й	2.02
Бор	40.0	» »	3.43	Бор	50.0	То же	5.33
Контроль	0	3-й	2.13	Контроль	0	3-й и 4-й	3.64
Хром	2.5	3-й	4.61	Хром	7.5	То же	5.58
Никель	2.5	3-й	0	Никель	5.0	» »	3.07
Бор	40.0	3-й	4.19	Бор	50.0	» »	5.13
Контроль	0	4-й	3.32	Контроль	0	5-й и 6-й	2.54
		с верхушкой				с верхушкой	
Хром	2.5	То же	6.13	Хром	7.5	То же	4.49
Никель	2.5	» »	0	Никель	5.0	» »	2.37
Бор	40.0	» »	3.31	Бор	50.0	» »	3.29

Как видно из приведенных в табл. 5 данных, содержание флавонол-3-гликозида в листьях всех ярусов контрольных растений опытов № 5 и № 6 было значительно выше, чем в листьях контрольных растений первых трех опытов. Высокие дозы хрома и бора, как и в предыдущих опытах, значительно повышали содержание флавонол-3-гликозида. Большие различия в накоплении флавонол-3-гликозида у получавших хром и бор растений не наблюдались. В то же время никель влиял на накопление этого вещества в растениях 27- и 32-дневного возраста по-разному. В опыте № 6 под влиянием никеля наблюдались повышение содержания флавонол-3-гликозида в нижних листьях и некоторое снижение в верхних. В листьях же растений опыта № 5, более чувствительных к высоким концентрациям микроэлементов, при сильно выраженном повреждении растений от избытка никеля такая картина не наблюдалась, а было обнаружено интересное явление, указывающее на наличие больших нарушений в фенольном обмене. Хроматографическое разделение фенолов этанольных экстрактов из листьев

этих растений показало отсутствие пятна, характерного для флавонол-3-гликозида. При этом наблюдалось появление 5 отчетливо выраженных пятен фенольных соединений, имеющих голубую флуоресценцию в УФ свете и предположительно отнесенных нами к фенолкарбоновым кислотам, многие из которых в повышенных концентрациях обладают ингибирующим рост действием.

Приведенные в настоящей работе экспериментальные данные подтверждают выдвинутую гипотезу (Школьник, 1974; Смирнов, Крупникова, 1978; Школьник и др., 1978; Школьник, 1981) о том, что в основе действия тератогенов лежит накопление фенолов, и дают материал для понимания механизма токсического действия высоких концентраций изучавшихся микроэлементов на растения. Наши данные показывают, что одной из наиболее выраженных аномалий в обмене веществ, вызванных высокими концентрациями хрома, бора и никеля, является значительное повышение содержания фенолов, ведущее, как мы уже указывали, к нарушению гормональной регуляции — изменению баланса регуляторов роста в сторону накопления фенольных ингибиторов роста.

ЛИТЕРАТУРА

- Баранов В. И. (1979). Биологическая активность окисленных фенольных соединений и их роль в разрушении индолил-3-уксусной кислоты. Физиол. раст., 26, 4. — Волонская Т. А. (1976). К вопросу количественного определения флавонолов в растениях. В кн.: Актуальные вопросы ботанического ресурсоведения в Сибири. Новосибирск, Наука. — Гудериан Р. (1979). Загрязнение воздушной среды. М., Мир. — Казакова Т. Б., Чеботарь Н. А. (1969). Изменение молекулярной структуры ДНК под влиянием тератологического агента. Биохимия, 34, 6. — Крогулевич Р. Е., Стом Д. И. (1969). О действии хиноидных и фенольных аналогов радиотоксинов на хромосомный аппарат. Радиобиология, 9, 4. — Мурри И. К. (1959). Определение содержания рутина в гречихе. В кн.: Витаминные ресурсы и их использование. М., Изд. АН СССР. — Одинцова С. П., Захарова Н. А., Троицкая Г. П., Лашкова Д. Л., Круглякова К. Е. (1976). К вопросу о механизме взаимодействия синтетических фенолов с биомакромолекулами (ДНК). Тез. III Всес. симп. по фенольн. соедин., Тбилиси. — Процко Р. Ф. (1971). Ингибиторы роста фенольной природы в листьях и стеблях томатов. Физиол. и биохим. культ. раст., 3, 2. — Смирнов Ю. С. (1978). Активность полифенолоксидазы у растений *Helianthus annuus* L. (Compositae) при обогащении среды микроэлементами. Бот. ж., 63, 11. — Смирнов Ю. С., Крупникова Т. А. (1978). Влияние тератогенных концентраций никеля на содержание индолилуксусной кислоты и активность ИУК-оксидазы в растениях *Helianthus annuus* L. (Compositae). Бот. ж., 63, 5. — Школьник М. Я. (1974). Общая концепция физиологической роли бора у растений. Физиол. раст., 2, 1. — Школьник М. Я. (1981). Физиологические причины тератологических изменений у растений. Бот. ж., 66, 2. — Школьник М. Я., Абышева Л. Н. (1974). Влияние борной недостаточности на содержание катехинов, лейкоантоцианов и флавонолов в гречихе *Fagopyrum esculentum* Moench. Бот. ж., 56, 4. — Школьник М. Я., Абышева Л. Н. (1975). Влияние борной недостаточности на содержание ингибитора роста флавонол-3-гликозида и других флавоноидов у томатов. Физиол. и биохим. культ. раст., 7, 3. — Школьник М. Я., Крупникова Т. А., Дмитриева Н. Н. (1964). Влияние борной недостаточности на некоторые стороны обмена ауксинов у подсолнечника и кукурузы. Физиол. раст., 11, 2. — Школьник М. Я., Смирнов Ю. С. (1970). О возможных причинах серпентиноморфозов и морфологических изменений у растений, вызванных высокими концентрациями бора. Бот. ж., 55, 12. — Школьник М. Я., Смирнов Ю. С., Стом Д. И. (1978). Тератологические изменения у растений, индуцируемые фенолами. Бот. ж., 63, 5. — Amor S. M., Ali E. M. (1969). Cytological effects of pesticides. IV. Mitotic effects of some phenols. Cytologia, 34, 4. — Dancu R. M., Singh R. N., Rao M. M. (1975). Nucleic acid and protein levels in healthy and malformed panicles of mango cultivars. Sci. Cult., 41. — Perkins M. Y., Aronoff S. (1956). Identification of the blue fluorescent compounds in boron deficient plants. Arch. Biochem. Biophys., 64, 2. — Reed H. S., Duffrenoy J. (1942). Catechol aggregates in the vacuoles of cells of zinc-deficient plants. Amer. J. Bot., 29, 7. — Runcova L., Lis L. K., Tomaszewski M., Antoszewski R. (1972). Function of phenolic substances in the degradation system of indole-3-acetic acid in strawberries. Biol. Plant., 14, 1. — Skoog F. (1940). Relationships between zinc and auxin in the growth of higher plants. Amer. J. Bot., 27, 10.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 17 VII 1980.

Б. А. Юрцев, П. Г. Жукова

ХРОСОМНЫЕ ЧИСЛА НЕКОТОРЫХ РАСТЕНИЙ СЕВЕРО-ВОСТОЧНОЙ ЯКУТИИ (БАССЕЙН СРЕДНЕГО ТЕЧЕНИЯ РЕКИ ИНДИГИРКИ)

B. A. YURTSEV, P. G. ZHUKOVA. CHROMOSOME NUMBERS OF SOME PLANTS OF THE NORTHEASTERN YAKUTIA (THE DRAINAGE OF THE INDIGIRKA RIVER IN THE ITS MIDDLE REACHES)

Приводятся данные о числах хромосом у 206 образцов 157 видов растений Северо-Восточной Якутии, в том числе для 22 видов впервые. Обсуждаются случаи несовпадения выявленных в бассейне р. Индигирки хромосомных чисел с определениями из других районов (*Salix rotundifolia*, *Gorodkovia jacutica*, *Claytonia eschscholtzii* s. l.) и случаи кариологической и морфологической дифференциации некоторых видов в районе исследований (*Alyssum obovatum*, *Potentilla arenosa*).

На фоне значительных достижений в изучении хромосомных чисел растений крайнего Северо-Востока СССР (Чукотка, некоторые районы Анюйского и Колымского нагорий, Камчатка) и юга Восточной Сибири за последние два десятилетия флора Якутии в кариосистематическом отношении остается слабо изученной. Первые данные были получены А. П. Соколовской и О. С. Стрелковой (1960) для некоторых растений из окрестностей бухты Тикси. Позже более или менее эпизодические фиксации и сбор семян проводили сотрудники Группы растительности Крайнего Севера Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (БИН) в ряде районов Северной и Северо-Восточной Якутии; некоторые данные получены путем проращивания семян, выделенных из гербарных образцов (Жукова и др., 1973; Жукова и др., 1977). Однако наиболее обстоятельный материал был собран П. Г. Жуковой и А. Д. Тихоновой при участии Б. А. Юрцева, В. Ю. Разживина и А. К. Сытина, а также А. А. Коробковым в июне—начале июля 1976 г. В этой статье мы приводим значительную часть полученных данных; результаты кариосистематического изучения ряда критических групп будут опубликованы позднее.

Из 157 таксонов, для которых приведены числа хромосом, выявленные в популяциях из бассейна среднего течения Индигирки, для 22 видов, помеченных в таблице звездочкой, эти данные публикуются впервые (см. таблицу). Среди них большинство — эндемики тех или иных районов Восточной Сибири или горного Северо-Востока Азии: *Agropyron karawaewii* (*Elytrigia villosa* (Drob.) Tzvel.), *Festuca jacutica**, *Carex drymophila*, *C. jacutica*, *C. malyshevii*, *Baeothryon uniflorum*, *Tofieldia cernua*, *Salix darpirensis*, *Betula cajanderi*, *Anemone sylvestris* ssp. *ochotensis**, *Braya aënea* ssp. *aënea*, *Clausia aprica*, *Redowskia sophiifolia* (с Ленских Столбов), *Saxifraga multiflora*, *Potentilla nudicaulis*, *Astragalus vallicola*, *Viola dissecta* (с Ленских Столбов), *Rhododendron adamsii**, *Dracocephalum stellerianum*, *Thymus indigirkensis* (*T. ochotensis* Klok. s. l.), а также широко распространенные виды *Androsace filiformis** и *Achillea asiatica**. Обращает на себя внимание малочисленность диплоидов в этом перечне (в тексте помечены звездочкой).

Для значительного числа таксонов хромосомные числа среднеиндигирских популяций совпадают с известными из других районов — Чукотской тундры, юга Восточной Сибири, Северной Америки и др. В качестве примера назовем *Calamagrostis purpurea*, *Festuca ovina*, *Koeleria cristata*, *Poa lanatiflora*, *Helictotrichon krylovii*, *Carex eleusioides*, *Kobresia simpliciuscula*, *Scirpus maximowiczii*, *Chosenia arbutifolia*, *Populus suaveolens*, *Salix berberifolia* ssp. *fimbriata*, *S. recurvigemma*, *Claytonia acutifolia*, *Stellaria fischerana*, *Gypsophila sambukii*, *Aconitum productum*, *Delphinium chamissonis*, *Cardamine conferta*, *Braya siliquosa*, *Lesquerella arctica*, *Saxifraga hyperborea*, *S. redofskyi*, *Potentilla jacutica*, *Rubus sachalinensis*, *Hedysarum dasycarpum*, *Pedicularis tristis*, *Saussurea schanginiana*, *Senecio jacuticus*.

В ряде случаев в среднеиндигирских популяциях выявлены наиболее низкие для вида числа хромосом. Рассмотрим такие случаи.

Вид, № образца	2n	Место сбора образца
<i>Agropyron cristatum</i> (L.) Beauv., C-75-1570	14	Окр. г. Якутска
<i>A. karawaewii</i> P. Smirn., 75-141	28*	Р. Нера, 67 км от устья
<i>Agrostis anadyrensis</i> Socz., 75-189	56	Окр. пос. Индигирский
<i>Alopecurus aequalis</i> Sobol., 75-301	14	Окр. пос. Усть-Нера
<i>Beckmannia syzigachne</i> (Steud.) Fern., 75-186	14	» » »
75-228	14	» » »
<i>Bromus pumpellianus</i> Scribn., 75-284	56	» » »
75-273	56	Р. Нера, 42 км от устья
75-98	56	Хр. Улахан-Чистай, р. Тирехтях
<i>Calamagrostis purpurascens</i> R. Br., 75-283	42	Окр. пос. Усть-Нера
<i>C. purpurea</i> (Trin.) Trin., 75-297	28	» » »
75-299	28	» » »
<i>Elymus sibiricus</i> L., 75-148	28	Окр. пос. Индигирский
<i>Festuca jacutica</i> Drob., 75-165	14*	Хр. Улахан-Чистай, р. Сугун
<i>F. ovina</i> L., 75-138	14	Р. Нера, устье ручья Таганья
<i>Glyceria triflora</i> (Korsh.) Kom., 75-262	20	Окр. пос. Усть-Нера
<i>Koeleria cristata</i> (L.) Pers., 75-113	14	Р. Индигирка, устье р. Иньяли
76-63 K	14	» » » » »
<i>Poa botryoides</i> (Trin. ex Griseb.) Kom., 76-11K	28	» » » » »
<i>P. glauca</i> Vahl, 75-53	42	Хр. Улахан-Чистай, р. Тирехтях
75-201	42	Окр. пос. Индигирский
75-36	42	Хр. Улахан-Чистай, р. Тирехтях
75-51	56	» » »
<i>P. lanatiflora</i> Roshev., 75-65	42	Хр. Улахан-Чистай, р. Тирехтях
<i>Helictotrichon krylovii</i> (Pavl.) Henrard, C-77-1770	14	Окр. г. Якутска
<i>Psathyrostachys juncea</i> (Fisch.) Nevski, C-75-1569	14	» » »
<i>Puccinellia hauptiana</i> V. Krecz. 75-140	28	Р. Нера, устье руч. Таганья
<i>Roegneria confusa</i> (Roshev.) Nevski, 75-173	28	Окр. пос. Индигирский
75-270	28	Р. Нера, 42 км от устья
75-317	28	Р. Нера, 70 км от устья
<i>Carex drymophila</i> Turcz. ex Steud., 75-190	80*	Пос. Усть-Нера
75-324	80	Р. Нера, устье руч. Антагачан
<i>C. eleusinoides</i> Turcz. ex Kunth, 75-266	84	Р. Нера, 43 км от устья
75-298	84	Р. Индигирка, устье руч. Ыт-Юрях
<i>C. fuscidula</i> V. Krecz. ex Egor., 75-91	48	Хр. Улахан-Чистай, р. Тирехтях
<i>C. holostoma</i> Drej., 75-163	54	Котловина Улахан-Чистай, верховья р. Артык
<i>C. jacutica</i> V. Krecz., 75-166	70*	Хр. Улахан-Чистай, р. Сугун
<i>C. krausei</i> Boeck., 76-18K	62	Р. Индигирка, устье р. Иньяли
<i>C. malyshevii</i> Egor., 75-87	44*	Хр. Улахан-Чистай, р. Тирехтях
<i>C. microglochin</i> Wahlenb., 75-54	48	» » » »
<i>C. redowskiana</i> C. A. Mey., 75-90	44	» » » »
<i>C. sabynensis</i> Less. ex Kunth, 75-88	60	» » » »
<i>C. trautvetterana</i> Kom., 75-89	58	» » » »
<i>Kobresia simpliciuscula</i> (Wahlenb.) Mackenz., 75-37	76	» » » »
<i>Scirpus maximowiczii</i> Clarke, 75-161	64	Котловина Улахан-Чистай, верховья р. Артык
<i>Baeothryon uniflorum</i> (Trautv.) Egor., 75-38	74*	Хр. Улахан-Чистай, р. Тирехтях
<i>B. cespitosum</i> (L.) A. Dietr., 75-162	104	Котловина Улахан-Чистай, верховья р. Артык
<i>Juncus arcticus</i> Willd., 75-97	80	Хр. Улахан-Чистай, р. Тирехтях
<i>Tofieldia cernua</i> Smith, 75-18	60*	» » » »
<i>T. coccinea</i> Richards., 75-20	32	» » » »
<i>Coeloglossum viride</i> (L.) C. Hartm., 75-34	40	» » » »
<i>Chosenia arbutifolia</i> (Pall.) A. Skvorts., 75-271	38	Р. Нера, 42 км от устья
<i>Populus suaveolens</i> Fisch., 75-321	38	Р. Нера, устье руч. Антагачан
<i>Salix bebbiana</i> Sarg. (= <i>S. xerophila</i> Flod.), 75-224	38	Окр. пос. Усть-Нера

Вид, № образца	2n	Место сбора образца
	75-243	38
	76-14 K	38
<i>S. berberifolia</i> Pall. ssp. <i>fimbriata</i>		Окр. пос. Усть-Нера
A. Skvorts.,	75-111	Р. Индигирка, устье р. Иньяли
<i>S. boganidensis</i> Trautv.,	75-177	Хр. Улахан-Чистай, р. Тирехтях
<i>S. darpirensis</i> Jurtz. et Khokhr.,	75-84	Р. Индигирка, пос. Индигирский
	75-85	Хр. Улахан-Чистай, р. Тирехтях
	75-110	» » » »
<i>S. hastata</i> L.,	75-181	» » » »
<i>S. polaris</i> Wahlenb.,	75-172	Окр. пос. Усть-Нера
	114	Нерское нагорье, водораздел рек Бурустах и Кулухун
<i>S. pseudopentandra</i> (Flod.) Flod.,	75-248	Окр. пос. Усть-Нера
<i>S. recurvigemma</i> A. Skvorts.,	75-92	Хр. Улахан-Чистай, р. Тирехтях
<i>S. rotundifolia</i> Trautv.,	75-60	» » » »
<i>S. schwerinii</i> E. Wolf,	75-202	Окр. пос. Усть-Нера
	75-320	Р. Нера, устье руч. Антагачан
<i>Betula middendorffii</i> Trautv. et C. A. Mey.,		
	75-80	Хр. Улахан-Чистай, р. Тирехтях
<i>B. cajanderi</i> Sukacz.,	75-133	Окр. пос. Усть-Нера
<i>Polygonum humifusum</i> Merk ex C. Koch,		
	75-175	Окр. пос. Индигирский
<i>P. laxmannii</i> Lepech.,	75-131	Окр. пос. Усть-Нера
<i>P. viviparum</i> L.,	75-50	Хр. Улахан-Чистай, р. Тирехтях
<i>Rumex sibiricus</i> Hult.,	75-259	Окр. пос. Усть-Нера
<i>Claytonia acutifolia</i> Pall. ex Schult.,		
	75-16	Хр. Улахан-Чистай, р. Тирехтях
<i>C. soczaviana</i> Jurtz.,	75-127	Окр. пос. Усть-Нера
<i>Gypsophila sambukii</i> Schischk.,		
	75-101	Хр. Улахан-Чистай, р. Тирехтях
<i>Minuartia stricta</i> (Sw.) Hiern,		
CG-75-233		Окр. пос. Усть-Нера
<i>Aconitum productum</i> Reichenb. (<i>A. delphinifolium</i> DC. ssp. <i>anadyrense</i> Worosch.),	75-134	
<i>Anemone sylvestris</i> L. ssp. <i>ochotensis</i> (Fisch. ex G. Pritz.) Petrovsky,		Р. Нера, устье руч. Таганья
	75-168	
<i>A. sibirica</i> L.,	75-150	Хр. Улахан-Чистай, р. Сугун
<i>Delphinium chamissonis</i> G. Pritz. ex Walp.	75-314	Нерское нагорье, Ольчанский пер.
	75-75	Р. Нера, устье руч. Антагачан
<i>Pulsatilla davurica</i> (Fisch. ex DC.) Spreng.,	75-272	Хр. Улахан-Чистай, р. Тирехтях
<i>P. multifida</i> (G. Pritz.) Juz.,	75-253	Р. Нера, 42 км от устья
	75-48	» » » »
<i>Ranunculus affinis</i> R. Br.,	76-09 K	Хр. Улахан-Чистай, р. Тирехтях
	76-49 K	Р. Индигирка, устье р. Иньяли
<i>R. gmelinii</i> DC.,	75-282	Р. Индигирка, устье р. Ыстан-Юрях
	75-327	Р. Нера, 20 км от устья
<i>R. reptans</i> L.,	75-156	Окр. пос. Усть-Нера
<i>R. sceleratus</i> L. s. l.,	76-28 K	Хр. Улахан-Чистай, оз. Турах
<i>Thalictrum alpinum</i> L.,	75-49	Р. Индигирка, устье р. Иньяли
<i>Th. foetidum</i> L.,	75-305	Хр. Улахан-Чистай, р. Тирехтях
	75-495	Окр. пос. Усть-Нера
<i>Alyssum obovatum</i> (C. A. Mey.) Turcz.,		Р. Нера, 42 км от устья
CG-75.04 AC		
CG-75-05 AC		Р. Нера, 51 км от устья
<i>Braya aënea</i> Bunge ssp. <i>aënea</i>		Хр. Хайаргастах, среднее течение р. Тихон-Юрях
CG-75-20 C		
<i>B. siliquosa</i> Bunge,	CG-75-18 C	Хр. Улахан-Чистай, р. Тирехтях
	75-42	» » » »
<i>B. humilis</i> (C. A. Mey.) Robins,		» » » »
CG-75-17 AC		
<i>Cardamine conferta</i> Jurtz.,	75-79	Хр. Хайаргастах, среднее течение р. Тихон-Юрях
<i>Clausia aprica</i> (Steph.) Korn.-Tr.,		Хр. Улахан-Чистай, р. Тирехтях
C-77-1763		
	28*	Ленские Столбы (культивируется в Якутском бот. саду)

Вид, № образца	2n	Место сбора образца
<i>Descurainia sophioides</i> (Fisch. ex Hook.) O. E. Schulz., CG-75-03 A	14	Р. Нера, в 8 км от устья
<i>Draba hirta</i> L., CG-75-00 P	64	Хр. Улахан-Чистай, р. Тирехтях
<i>Erysimum cheiranthoides</i> L., CG-69-955	16	Окр. пос. Усть-Нера
<i>E. pallasii</i> (Pursh) Fern., CG-75-00 AC	24	Р. Нера, 51 км от устья
CG-75-16 AC	24	Хр. Улахан-Чистай, р. Сугун
<i>Eutrema edwardsii</i> R. Br., 75-21	28	Хр. Улахан-Чистай, р. Тирехтях
<i>Gorodkovia jacutica</i> Botsch. et Karav., CG-75-21 A	36	Хр. Улахан-Чистай, гора Кеннике
CG-75-22 A	36	» » » »
CG-75-23 C	36	» » » »
<i>Lesquerella arctica</i> (Wormsk. ex Hornem.) S. Wats., CG-75-00 A	60	» » » »
CG-75-15 C	60	» » » »
<i>Redowskia sophiifolia</i> Cham. et Schlecht., 75-326	20*	Ленские Столбы (культивируется в Якутском бот. саду)
<i>Rorippa barbareaifolia</i> (DC.) Kitag., 75-251	16	Окр. пос. Усть-Нера
<i>R. palustris</i> (L.) Bess., 75-326	32	Р. Нера, устье руч. Антагачан
<i>Ribes dikuscha</i> Fisch. ex Turcz., 75-312	15	» » » » »
<i>R. triste</i> Pall., 75-313	16	» » » » »
75-215	16	Окр. пос. Усть-Нера
<i>Parnassia palustris</i> L., 75-75	18	Хр. Улахан-Чистай, р. Тирехтях
76-68 K	18	Р. Индигирка, устье р. Ыстан-Юрях
<i>Saxifraga hirculus</i> L., s. l. 75-167	32	Хр. Улахан-Чистай, р. Сугун
<i>S. hyperborea</i> R. Br., 75-67	26	Хр. Улахан-Чистай, гора Кеннике
75-72	26	» » » »
<i>S. multiflora</i> Ledeb., 75-119	26*	Хр. Хайаргастах, среднее течение р. Тихон-Юрях
75-307	26	Окр. пос. Усть-Нера
<i>S. nivalis</i> L., 75-19 K	60	Р. Индигирка, устье р. Иньяли
<i>S. redofskyi</i> Adams, 75-126	20	Окр. пос. Индигирский
75-66	20	Хр. Улахан-Чистай, р. Тирехтях
<i>S. tenuis</i> (Wahlenb.) H. Smith, 76-20 K	20	Р. Индигирка, устье р. Иньяли
<i>Comarum palustre</i> L., 75-274	42	Р. Нера, 20 км от устья
<i>Pentaphylloides fruticosa</i> (L.) O. Schwarz, 75-103	28	Хр. Улахан-Чистай, р. Тирехтях
<i>Dryas grandis</i> Juz., 75-105	18	» » » »
<i>Potentilla anserina</i> L., 75-231	28	Окр. пос. Усть-Нера
<i>P. arenosa</i> (Turcz.) Juz., 75-250	42	» » »
75-199	28	Р. Нера, выше устья руч. Мэкчэргэ
<i>P. inquinans</i> Turcz., 75-153	14	Нерское нагорье, Ольчанский перевал
<i>P. multifida</i> L. s. l., 75-149	28	Окр. пос. Индигирский
<i>P. nudicaulis</i> Willd. ex Schlecht., 76-43 K	28*	Р. Индигирка, устье р. Ыстан-Юрях
75-114	28	Р. Индигирка, выше устья р. Иньяли
75-220	28	Окр. пос. Усть-Нера
<i>P. supina</i> L., 75-51 K	28	Р. Индигирка, устье р. Ыстан-Юрях
<i>P. jacutica</i> Juz., 75-236	14	Окр. пос. Усть-Нера
<i>Rubus arcticus</i> L., 75-176	28	» » » »
<i>R. sachalinensis</i> Levl., 75-247	28	» » » »
<i>Sanguisorba officinalis</i> L., 75-174	32	» » » »
<i>Astragalus alpinus</i> L. ssp. <i>alpinus</i> , 75-70	32	Хр. Улахан-Чистай, р. Тирехтях
76-24 K	32	Р. Индигирка, устье р. Иньяли
<i>A. schelichowii</i> Turcz., 75-292	16	Окр. пос. Индигирский
75-325	16	Р. Нера, устье руч. Антагачан
<i>A. tugarinovii</i> Basil., 75-77	48	Хр. Улахан-Чистай, р. Тирехтях
76-34 K	48	Р. Индигирка, устье р. Иньяли
<i>A. vallicola</i> Gontsch., 76-35 K	48*	» » » »
75-304	48	Окр. пос. Усть-Нера
<i>Hedysarum dasycarpum</i> Turcz., 75-290	16	» » » »
75-64	16	Хр. Улахан-Чистай, р. Тирехтях
<i>Oxytropis nigreseens</i> (Pall.) Fisch., 75-39	16	» » » »
<i>Vicia macrantha</i> Jurtz., 69-927	14	Окр. пос. Усть-Нера
75-22 K	24	Р. Индигирка, устье р. Иньяли
75-263	28	Р. Нера, 42 км от устья
<i>Viola dissecta</i> Ledeb., C-77-1771	24*	Ленские Столбы (культивируется в Якутском бот. саду)

Вид, № образца	2n	Место сбора образца
<i>Linum perenne</i> L., s. l. 76-66 K	18	Р. Индигирка, устье р. Ыстан-Юрях
<i>Chamerion angustifolium</i> (L.) Holub, 75-246	36	Окр. пос. Усть-Нера
<i>Hippuris vulgaris</i> L., 75-276	32	Р. Нера, 20 км от устья
<i>Cicuta virosa</i> L., 75-261	22	Окр. пос. Усть-Нера
<i>Andromeda polifolia</i> L., 75-278	48	Р. Нера, 20 км от устья
<i>Arctous erythrocarpa</i> Small, 75-104	26	Хр. Улахан-Чистай, р. Тирехтях
<i>Oxycoccus microcarpus</i> Turcz. ex Rupr., 75-151	24	Нерское нагорье, Ольчанский перевал
<i>Pyrola incarnata</i> (DC.) Freyn, 75-192	46	Окр. пос. Усть-Нера
<i>Orthilia obtusata</i> (Turcz.) Jurtz., 75-19	38	Хр. Улахан-Чистай, р. Тирехтях
<i>Rhododendron adamsii</i> Rehd., 75-93	26*	» » » »
<i>Androsace filiformis</i> Retz., 75-328	18*	Р. Нера, устье руч. Антагачан
<i>Gentiana algida</i> Pall., 75-158	24	Котловина Улахан-Чистай, оз. Турах
<i>Menyanthes trifoliata</i> L., 75-275	54	Р. Нера, 20 км от устья
<i>Dracocephalum palmatum</i> Steph., 75-146	12	Р. Нера, 42 км от устья
<i>D. stellerianum</i> Hiltenbr., 75-118	24	Хр. Хайаргастах, р. Тихон-Юрях
<i>Thymus indigirkensis</i> Karav., 75-147	28*	Р. Нера, 42 км от устья
<i>Pedicularis amoena</i> Adams ex Stev., 75-43	16	Хр. Улахан-Чистай, р. Тирехтях
<i>P. adamsii</i> Hult., 75-56	16	» » » »
<i>P. tristis</i> L., 75-170	16	Хр. Улахан-Чистай, р. Сугун
<i>Veronica incana</i> L., 75-123	34	Р. Индигирка, урочище Эбэ
<i>Linnaea borealis</i> L., 75-213	32	Окр. пос. Усть-Нера
<i>Campanula langsdorffiana</i> Fisch. ex Trautv. et C. A. Mey., 75-24	34	Хр. Улахан-Чистай, р. Тирехтях
<i>Achillea asiatica</i> Serg., 75-218	18*	Окр. пос. Усть-Нера
<i>Antennaria villifera</i> Boriss., 75-121	42	Р. Мома, наледь «Улахан-Тарын»
<i>Arnica iljinii</i> (Maguire) Iljin, 75-238	56	Окр. пос. Усть-Нера
<i>Aster alpinus</i> L., 76-53 K	56	Хр. Улахан-Чистай, р. Тирехтях
75-254	36	Окр. пос. Усть-Нера
75-309	36	Р. Индигирка, устье р. Иньяли
76-29 K	36	» » » »
<i>A. sibiricus</i> L., 75-315	18	Р. Нера, устье руч. Антагачан
<i>Dendranthema mongolicum</i> (Ling.) Tzvel., 75-26	54	Хр. Улахан-Чистай, р. Тирехтях
<i>Erigeron politus</i> Fries, 75-94	18	» » » »
75-219	18	Окр. пос. Усть-Нера
<i>E. silenifolius</i> (Turcz.) Botsch., 75-46	36	Хр. Улахан-Чистай, р. Тирехтях
<i>Lactuca sibirica</i> (L.) Maxim., 75-217	18	Окр. пос. Усть-Нера
75-244	18	» » »
75-245	18	» » »
<i>Leontopodium campestre</i> (Ledeb.) Hand.-Mazz., 75-198	24	Р. Нера, 42 км от устья
76-39 K	24	Р. Индигирка, устье р. Иньяли
<i>Nardosmia gmelinii</i> DC., 75-61	>100	Хр. Улахан-Чистай, р. Тирехтях
<i>Saussurea schanginiana</i> (Wydł.) Fisch. ex Herd., 75-45	36	» » » »
<i>Senecio jaceuticus</i> Schischk., 75-78	48	» » » »
<i>S. resedifolius</i> Less., 75-32	92	» » » »
<i>S. tundricola</i> Tolm., 75-73	80	» » » »
<i>Tanacetum boreale</i> Fisch. ex DC., 75-230	18	Окр. пос. Усть-Нера

1. В популяции *Claytonia eschscholtzii* s. l. из окрестностей пос. Усть-Нера (замоховелое днище оврага, 28 VII 1975, № 75-127, П. Г. Жукова) определено диплоидное число $2n=16$; то же число ранее было установлено у морфологически сходных образцов из района Карамкенского перевала на Колымском нагорье (Жукова, 1966). В то же время у ряда образцов из восточной части Чукотского полуострова (locus classicus *C. eschscholtzii* Cham.) выявлено тетраплоидное число $2n=32$, как и у близкого вида *C. acutifolia* (П. Г. Жукова, неопубликованные данные). По цветкам типическая форма *C. eschscholtzii* не отличается от *C. acutifolia*, что дало основание Е. Hultén считать ее подви-

дом *C. acutifolia* — ssp. *graminifolia* Hult. Кроме восточной оконечности Чукотского п-ова (выходы известняков, основных и средних пород), эта форма встречается на северных островах Берингова моря и на Аляске. От *C. acutifolia* она отличается линейными прикорневыми и стеблевыми листьями, постепенно переходящими в пленчатое влагалище (без черешковидного сужения), приуроченностью к обогащенным известью субстратам с кальцефитной растительностью (*C. acutifolia* — вид ацидофильный). После обширной дизъюнкции *C. eschscholtzii* s. l. появляется на гольцах в хр. Черского, Колымском нагорье, хребтах Сунтар-Хаята и Джугджур, Становом хребте и Становом нагорье, а также на хр. Дуссэ-Алинь и северном Сихотэ-Алине. Однако распространенные здесь популяции хорошо узнаются не только благодаря более рослому облику, но прежде всего по признакам соцветия и цветков; последние в числе (2) 3—6 (а не 2, редко 3), на длинных извилистых тонких цветоножках, в 3—6 раз (а не в 1.5—2 раза) длиннее лепестков, в удлинённой (а не укороченной, зонтиковидной) кисти; цветки часто более мелкие и с более узкими лепестками, постепенно суженными к основанию. Отличается и экология гольцовой расы — она, как и *C. acutifolia*, обычно сопутствует кислым горным породам, нередко растет в каменистых кустарничково-моховых тундрах седловин и горных террас. Учитывая дизъюнкции между ареалами и разницу в числе хромосом, мы считаем более правильным трактовку восточносибирского растения в качестве самостоятельного вида — *C. soczaviana* (Юрцев, 1981).

2. Низкохромосомными кариологическими расами представлены в среднем течении Индигирки также *Beckmannia syzigachne*, *Carex fuscicula* ($2n=48$, в других районах Северо-Восточной Азии и Северной Америки $2n=54$), *Salix rotundifolia*, *Ranunculus gmelinii*, *Braya aënea* s. l., *Erysimum pallasii* ($2n=24$, в более северных районах $2n$ от 28 до 42, см. Беркутенко, Гурзенков, 1976), *Rubus arcticus*, *Chamerion angustifolium*.

Средний набор хромосом из известных для данного вида выявлен у следующих таксонов:

1. *Bromus pumpellianus* — $2n=56$. Это наиболее обычное число для данного вида, у чукотских популяций $2n$ варьирует от 28 до 84 (см. Юрцев, Жукова, 1978).

2. *Calamagrostis purpurascens* — $2n=42$. 28-хромосомные расы выявлены на Аляске и в других районах Северной Америки (Jørgensen et al., 1958; Bowden, 1960), 42-хромосомная раса — наиболее обычная в Чукотской тундре.

3. *Polygonum viviparum* — $2n \approx 100$. 80-хромосомная раса выявлена в низовьях Колымы, среднем течении р. Амгуэмы и на о. Врангеля; 100-хромосомная наиболее обычна на Чукотке, Аляске и в Гренландии; в Северной Америке известны также 110- и 120-хромосомные расы (Mosquin, Hayley, 1966; Löve, Ritchie, 1966; Löve et al., 1971).

В целом ряде случаев у среднеиндигирских популяций выявлено наиболее высокое число хромосом из известных у данного вида или комплекса: 1. *Carex krausei* — $2n=62$. Это же число обнаружено и у других североазиатских популяций, в Северной Америке $2n=36$ (см. Юрцев, Жукова, 1978). 2. *Salix polaris* — $2n=114$ (обсуждение см. ниже). 3. *Ranunculus sceleratus* s. l. — $2n=64$. По-видимому, данная октоплоидная раса соответствует ssp. *multifidus* (Nutt.) Hult., широко распространенному в западных и внутренних районах Северной Америки; в ранге вида она именуется *R. eremogenes* Greene и от типической 32-хромосомной расы отличается более сложным расчленением пластинок прикорневых листьев и гладкими семенами. 4. *Gorodkovia jacutica* — $2n=36$. 5. *Pentaphylloides fruticosa* — $2n=28$. Это первый случай обнаружения у данного вида в Северо-Восточной Азии тетраплоидного числа, свойственного европейским популяциям; у чукотских образцов, как и у североамериканских, $2n=14$, что послужило основанием для трактовки их А. Löve в качестве самостоятельного вида *P. floribunda* (Pursh) Löve. 6. *Astragalus tugarinovii* — $2n=48$ (обсуждение см. ниже). 7. *Antennaria villifera* — $2n=42$. На Чукотке у данного вида более обычно $2n=28$ (Жукова, Тихонова, 1971, 1973). 8. *Aster alpinus* s. l. — $2n=36$. На Чукотке и о. Врангеля преобладает диплоидная раса с $2n=18$, тетраплоидная выявлена только один раз на о. Б. Раутан в Чаунской губе (Жукова, 1967). 9. *Erigeron silenifolius* — $2n=36$.

На Колымском нагорье известна диплоидная раса с $2n=18$ (Жукова, 1967). 10. *Nardosmia gmelinii* — $2n > 100$. 28-хромосомная раса выявлена у аянской популяции (Жукова и др., 1973), 58—60-хромосомная раса — на Западной Чукотке и в таежной части Анойского нагорья (Жукова, 1968; Жукова, Петровский, 1975, 1976).

Особый интерес представляют случаи обнаружения разных кариологических рас в одном и том же географическом районе. Рассмотрим некоторые из них, а также отдельные случаи кариогеографической дифференциации таксонов.

Интересные и неожиданные результаты дало кариосистематическое изучение реликтовой популяции арктического амфиберингийского вида *Salix rotundifolia*, относимого А. К. Скворцовым (1968) к арктоальпийской секции *Myrtosalyx*, и двух других криофильных видов: местной высокогорной популяции *Salix polaris* из нивальной тундры в седловине одной из гольцовых вершин Нерского нагорья (секция *Retusae*; ранее к ней относили и *S. rotundifolia* — Скворцов, 1966) и эндемичного для восточной части хр. Черского кальцефильного высокогорного вида *S. darpirensis* (Хохряков, 1976). Этот вид еще в конце 50-х годов был собран в хр. Черского (Улахан-Чистайская горная цепь, верховья р. Эриkit) геоботаником Хандыгской землеустроительной экспедиции В. Царевым, но соответствующий образец был отнесен монографом рода Скворцовым (1966, 1968) к камчатско-охотскому гольцовому виду *S. erythrocarpa* Kom.; последний должен быть исключен из флоры северо-востока Якутии, его крайние северо-западные местонахождения — в горах Охотского побережья (Хохряков, 1976).

Многочисленные определения числа хромосом у *S. rotundifolia* из Центральной и Восточной Чукотки и о. Врангеля (Жукова, 1968; Жукова, Петровский, 1971) выявили только одно гексаплоидное число $2n=114$; этот вид отсутствует на Западной Чукотке и даже в западной части Центральной (Юрцев, Галанин и др., 1975). Тем неожиданнее было обнаружение в крайне западной популяции вида из субарктических высокогорий хр. Черского диплоидного числа $2n=38$ (№ 75-60); эти образцы морфологически неотличимы от гексаплоидных популяций из Берингийского сектора, что подтверждено Скворцовым. Растение встречено здесь как покровообразователь в западинах каменистого (сложенного делювием мрамора) южного склона выше верхней границы леса, на месте снежника, стоявшего к середине июля; неподалеку были найдены *Poa abbreviata* R. Br., *Draba subcapitata* Simm., *D. barbata* Pohle и другие арктические реликты.

Местная популяция *Salix polaris*, как и остальные популяции этого вида из Северо-Восточной Азии, оказалась гексаплоидной с $2n=114$ (Жукова, Петровский, 1971, 1972, 1975, 1977; Жукова и др., 1973; Жукова, Тихонова, 1973; Жукова и др., 1977). Образец № 75-172 взят из нивальной горной тундры с делювия некарбонатных осадочных пород.

Все три образца *Salix darpirensis* (75-84, 75-85, 75-110) оказались тетраплоидными ($2n=76$), промежуточными по числу хромосом между местными популяциями *S. rotundifolia* и *S. polaris*. Это тем интереснее, что и в морфологическом отношении *S. darpirensis* сочетает признаки двух названных видов: крупные рыхлые сережки с опушенными коробочками (признаки *S. polaris*) и округлые, с волнистым краем листья, крупнее, чем у *S. rotundifolia*, но, как и у нее, кожистые, не опадающие осенью (зимующие). Образование столоновидных корневищ свойственно всем трем таксонам. По своей экологии *S. darpirensis* также занимает переходное положение: она обильно разрастается в местах залеживания снега на щебневато-мелкоземистом карбонатном и смешанном делювии в травянисто-кустарничково-моховых нивальных тундрах подножий склонов, карнизов скал, в тенистых ущельях северных зарастающих склонов высоких террас. В районе наших исследований 1975 г. в среднем течении р. Тирехтах-Момский (к востоку от горы Победа) этот вид оказался весьма обычным и даже массовым в отличие от редких здесь *S. rotundifolia* и *S. polaris*; следовательно, если данный таксон и возник в результате гибридизации местных рас упомянутых видов, он представляет собой аллополиплоидный гибридогенный вид, а не совокупность первичных гибридов. Труднее объяс-

нить то, что *S. rotundifolia*, гексаплоидная в основной части ареала, представлена на известняках хр. Черского диплоидной популяцией. *S. rotundifolia* обнаруживает несомненное родство с амфиберингийским диплоидным ацидофильным метаарктическим видом *S. phlebophylla* Anderss. и могла бы трактоваться как его полиплоидный дериват. Открытие диплоидной, вполне типичной популяции *S. rotundifolia* говорит о том, что дивергенция с *S. phlebophylla* могла произойти на диплоидном уровне. Местная кариологическая раса *S. rotundifolia*, возможно, свидетельствует о более древней (до-позднеплейстоценовой) миграции горного кальцефильного вида из гор Берингийского сектора, откуда диплоидная кариораса впоследствии была вытеснена гексаплоидной; миграция могла произойти в период среднеплейстоценового горно-долинного оледенения Верхояно-Колымской горной страны. *S. rotundifolia* найдена А. П. Хохряковым в более восточных районах хр. Черского и в бассейне верхнего течения р. Омолон; было бы очень важно провести кариологическое исследование этих популяций. Нельзя исключить и альтернативную гипотезу: возможность вторичной редукции кратности набора хромосом у краевых горно-якутских популяций, хотя механизм подобной деполитоидизации неясен, и поэтому данное предположение менее правдоподобно. Наконец, можно предложить и третью гипотезу: о первичном формировании вида в хр. Черского от неизвестного (несохранившегося) диплоидного предка. В этой связи уместо вспомнить, что хр. Черского и соседние районы Колымского нагорья — один из наиболее богатых современных очагов видового разнообразия в секциях *Myrtosalyx* и *Retusae*. Первая секция представлена здесь также субэндемичными видами *S. berberifolia* ssp. *fimbriata* и *S. tschuktschorum* A. Skvorts., эндемичным *S. khokhrjakovii* A. Skvorts. (с кожистыми неоппадающими листьями, без столоновидных корневищ) и более широко распространенными листопадными видами — североазиатским *S. recurvigemmis*, восточносибирским *S. saxatilis* Turcz. ex Ledeb. и охотско-амфиберингийским *S. chamissonis* Anderss.; вторая секция (кроме *S. polaris*) — эндемичным *S. jurtzevii* A. Skvorts., типично высокогорным мелколистным видом с округлыми зубчатыми листьями и столоновидными корневищами. Но первичен или вторичен данный очаг разнообразия? Хохряков (1976) склоняется к первой точке зрения. Однако мы не можем принять ее безоговорочно для всех представленных здесь подразделений упомянутых двух секций. Так, для *S. darpirensis* вполне вероятно гибридогенное происхождение, о чем уже говорилось; *S. khokhrjakovii* обнаруживает сходство с *S. tschuktschorum* из секции *Myrtosalyx*, но также и с *S. pulchra* из секции *Arbuscella*, *S. jurtzevii* — с *S. rotundifolia* и с южносибирской высокогорной *S. turczaninovii* Laksch. из секции *Retusae*; оба колымских эндемика, возможно, гибридогенные виды, как и *S. darpirensis*. По-видимому, центральные и юго-восточные районы Верхояно-Колымской горной страны в истории названных секций явились отчасти первичным центром видообразования (*S. tschuktschorum*, *S. berberifolia* ssp. *fimbriata*; возможно — *S. polaris*, *S. rotundifolia*), отчасти — вторичным очагом гибридогенеза, чему способствовало проникновение в этот континентальный массив высокогорий криофильных видов из приберингийских, приохотских и южносибирских высокогорий.

У эндемичного монотипного рода *Gorodkovia* Botsch. et Karav. на основании единственного подсчета числа хромосом в одной из окраинных популяций (Карамкенский перевал в Колымском нагорье, № 65-442) было известно только диплоидное число — $2n=12$ (Юрцев, Жукова, 1972), тогда как у близкого рода *Ermania* Cham. ex Botsch. известны диплоидная ($2n=12$) и тетраплоидная кариорасы.

В 1975 г. мы определили число хромосом в проростках, выращенных из семян, взятых из трех серий гербарных образцов *Gorodkovia jacutica*. Растения были собраны в горной долине р. Тирехтях-Момский в осевой части хр. Черского: образцы двух серий (№ 75-21АЮ и № 75-22А) собраны на осыпях кислой горной породы, третьей — среди россыпей известняковых глыб (№ 75-23 С). Во всех трех сериях установлено гексаплоидное число $2n=36$. Образцы с известняков имеют более короткие, голые пластинки листьев (редкие волоски есть лишь на черешках отдельных листьев) с глубоко расчлененными лопастями; у образцов с осыпи делювия гранитоида рыхлое опушение

из длинных простых волосков развито на черешках и нижней стороне листьев. Диплоидные образцы с Карамкенского перевала, собранные на осыпи щебня липарита, по форме листьев сходны с ацидофильными гексаплоидными образцами из Якутии, но опушены очень слабо (преимущественно — черешки); плоды у карамкенских образцов не сохранились из-за поздних сроков сбора, что не позволяет сравнить выявленные кариорасы по признакам генеративных органов. Новые данные говорят о необходимости дальнейшего изучения кариогеографии *G. jacutica*; по всей видимости, существует и третья хромосомная раса — тетраплоидная.

Для сибирско-алаянского вида *Alyssum obovatum* в районе среднего течения р. Индигирки мы выявили (в проростках, выращенных из семян, взятых с гербарных образцов) два числа хромосом: диплоидное — $2n=16$ (СГ-75-04 АС, популяция на степном склоне в долине р. Неры, 15 VII 1975) и тетраплоидное — $2n=32$ (СГ-75-05 АС, популяция на скалистом гребне известняковой горы в среднем течении р. Тихон-Юрях, подгольцовый пояс, 27 VII 1975). Ранее диплоидное число было установлено в популяциях на степных склонах в верховьях рек Индигирки и Колымы и в среднем течении р. Омолон (Беркутенко, Гурзенков, 1976), тетраплоидное — в северо-западной части Анюйского нагорья вблизи границы леса (высокая пойма р. Лельвергыргын: Жукова, Петровский, 1975). Изученные нами диплоидная и тетраплоидная популяции морфологически различаются: диплоидные образцы имеют более мелкие, со стороны створок почти округлые стручочки с более коротким столбиком 1.5—2 мм дл., почти перпендикулярно оттопыренные цветоножки, более мелкие семена 2—2.5 мм дл.; тетраплоидные — более крупные, обратнояйцевидные (до обратнояйцевидно-эллиптических) стручочки с более длинным столбиком 2.5—3.5 мм дл., косо вверх направленные цветоножки, семена 3—3.5 мм дл. Тетраплоидная популяция с севера Анюйского нагорья по ряду признаков примыкает к тетраплоидной подгольцовой популяции из нагорья Черского (хр. Хайаргастах, р. Тихон-Юрях): удлиненные столбики, более крупные семена, обратнояйцевидные стручочки. В связи с этим необходимо проверить выявленную корреляцию морфологических признаков с кратностью набора хромосом на более широком географическом материале и попытаться установить отношение кариорас к уже описанным таксонам, ныне обычно рассматриваемым как синонимические: *A. obovatum*, *A. biovulatum* N. Busch, *A. americanum* Greene.

Немалый интерес представляет выявление двух хромосомных чисел — тетраплоидного ($2n=28$) и гексаплоидного ($2n=42$) у *Potentilla arenosa* в районе нижнего течения р. Неры; оба числа отмечались ранее в других пунктах ареала этого вида ($2n=28$: Johnson, Packer, 1968; Жукова, Петровский, 1975; $2n=42$: Жукова, Петровский, 1971, 1976). Тетраплоидные образцы (№ 75-199), собранные в средней части крутого южного склона Лысой сопки (ср.: Юрцев, Андреев и др., 1975), отличаются от гексаплоидных (№ 75-250), произрастающих на высокой пойме р. Неры, темно-зелеными сверху листьями, листочками, глубоконадрезанными на узкотреугольные крупные зубцы, обильными короткими волосками на черешках листьев, более широкими наружными листочками чашечки. У гексаплоидных образцов листья тускло-зеленые, зубчики более короткие, чуть округленные к острию, короткие волоски на черешке иногда очень редкие, наружные доли чашечки почти линейные, лепестки (при вторичном цветении) крупные, широкообратносердцевидные.

Широко распространенной в бассейне р. Индигирки оказалась гексаплоидная кариораса *Astragalus tugarinovii* ($2n=48$, отроги горы Кеннике, 22 VII 1975, № 75-77; устье р. Иньяли, № 76-34 К, А. Коробков; также — в отрогах Кондаковских гор; Жукова и др., 1977). Ранее она была известна из одного пункта в низовьях р. Лены, где преобладает, как и на Чукотке, тетраплоидная раса с $2n=32$ (Юрцев, Жукова, 1968). Для индигирских популяций характерны очень длинные ножки бобов, в два раза длиннее чашечки, у образцов с горы Кеннике зубчики чашечки очень короткие.

Беркутенко А. Н., Гурзенков Н. Н. (1976). Хромосомные числа и распространение крестоцветных (*Cruciferae*) на юге Магаданской области. Бот. ж., 61, 11. — Жукова П. Г. (1966). Числа хромосом у некоторых растений Северо-Востока СССР. Бот. ж., 51, 10. — Жукова П. Г. (1967). Числа хромосом у некоторых видов растений крайнего Северо-Востока СССР. Бот. ж., 52, 7. — Жукова П. Г. (1968). Числа хромосом у некоторых видов растений Северо-Востока СССР. III. Бот. ж., 53, 3. — Жукова П. Г., Коробков А. А., Тихонова А. Д. (1977). Хромосомные числа некоторых видов растений востока арктической Якутии. Бот. ж., 61, 2. — Жукова П. Г., Петровский В. В. (1971). Хромосомные числа некоторых цветковых растений о. Врангеля. Бот. ж., 56, 2. — Жукова П. Г., Петровский В. В. (1972). Хромосомные числа некоторых цветковых растений о. Врангеля. II. Бот. ж., 57, 4. — Жукова П. Г., Петровский В. В. (1975). Хромосомные числа некоторых видов растений Западной Чукотки. Бот. ж., 60, 3. — Жукова П. Г., Петровский В. В. (1976). Хромосомные числа некоторых видов растений Западной Чукотки. II. Бот. ж., 61, 7. — Жукова П. Г., Петровский В. В. (1977). Хромосомные числа некоторых видов растений Западной Чукотки. III. Бот. ж., 62, 8. — Жукова П. Г., Петровский В. В., Плиева Т. В. (1973). Хромосомные числа и таксономия некоторых видов растений Сибири и Дальнего Востока. Бот. ж., 58, 9. — Жукова П. Г., Тихонова А. Д. (1971). Хромосомные числа некоторых видов растений Чукотки. I. Бот. ж., 56, 6. — Жукова П. Г., Тихонова А. Д. (1973). Хромосомные числа некоторых видов растений Чукотки. II. Бот. ж., 58, 3. — Скворцов А. К. (1966). Род *Salix* L. — Ива. В кн.: Арктическая флора СССР, 5, М., Л., Наука. — Скворцов А. К. (1968). Ивы СССР. М., Наука. — Соколовская А. П., Стрелкова О. С. (1960). Географическое распространение полиплоидных видов растений в Евразийской Арктике. Бот. ж., 45, 3. — Хомяков А. П. (1976). Материалы к флоре южной части Магаданской области. В кн.: Флора и растительность Магаданской области. Владивосток. — Хомяков А. П. (1978). Дополнения и изменения к флоре южной части Магаданской области. Бот. ж., 63, 3. — Юрцев Б. А. (1981). Семь новых таксонов из Северо-Восточной Азии и соседних территорий. Бот. ж., 66, 7. — Юрцев Б. А., Андреев В. Н., Перфильева В. И., Савкина З. П. (1975). Путеводитель ботанической экскурсии в Северо-Восточную Якутию. Л. — Юрцев Б. А., Галанин А. В., Дервиз-Соколова Т. Г., Катенин А. Е., Коробков А. А., Королева Т. М., Петровский В. В., Плиева Т. В., Разживин В. Ю., Тараскина Н. Н. (1975). Флористические находки в Чукотской тундре, 2. Нов. сист. высш. раст., 12. — Юрцев Б. А., Жукова П. Г. (1968). Полиплоидные ряды и таксономия (на материале анализа некоторых групп арктических бобовых). Бот. ж., 53, 11. — Юрцев Б. А., Жукова П. Г. (1972). Цитотаксономическая характеристика эндемичных растений горного Северо-Востока Азии. Бот. ж., 57, 1. — Юрцев Б. А., Жукова П. Г. (1978). Цитотаксономический обзор однодольных востока Чукотского полуострова. Бот. ж., 63, 8. — Bowden W. M. (1960). Chromosome numbers and taxonomic notes on northern grasses. *Canad. J. Bot.*, 38, 13. — Johnson A. W., Packer J. G. (1968). Chromosome numbers in the flora of Ogotoruk Creek, N. W. Alaska. *Bot. Not. (Lund)*, 121, 1. — Jørgensen C. A., Sørensen Th., Westergaard M. (1958). The flowering plants of Greenland. A taxonomical and cytological survey. *Biol. Skr. Kongel. Dansk. Vid. Selsk.*, 9, 4. — Löve A., Löve D., Karpov B. (1974). Cytotaxonomy of a century of Rocky Mountain orophytes.: Arctic and alpine research, 3. — Löve A., Ritchie J. C. (1966). Chromosome numbers from central northern Canada. *Canad. J. Bot.*, 44, 4. — Mosquin Th., Hayley D. E. (1966). Chromosome numbers and taxonomy of some Canadian arctic plants. *Canad. J. Bot.*, 44, 9.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 15 I 1981.

Д. В. Гельтман

О ЧИСЛАХ ХРОМОСОМ *URTICA DIOICA* S. L. (*URTICACEAE*)
(НА МАТЕРИАЛЕ ИЗ СРЕДНЕЙ ПОЛОСЫ ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ СССР)D. V. G E L T M A N. ON THE CHROMOSOME NUMBERS OF *URTICA DIOICA* S. L. (*URTICACEAE*).
(ON THE BASIS OF THE MATERIAL FROM THE MIDDLE ZONE OF THE EUROPEAN PART OF THE
USSR)]

Установлено, что для сильно опушенных форм *Urtica dioica* s. l., которые нередко понимаются как *U. galeopsifolia* и *U. pubescens*, характерен преимущественно диплоидный набор хромосом ($2n=26$), редко — тетраплоидный, а для слабоопушенных и неопушенных — в основном тетраплоидный ($2n=52$), редко — диплоидный.

Род *Urtica* L. распространен на всех континентах и насчитывает, по данным разных авторов, от 35 (Chrtek, 1979) до 100 (Hutchinson, 1967) видов. Такое расхождение связано с тем, что род труден в систематическом отношении и таксономия его разработана недостаточно. Для территории СССР в настоящее время приводятся 12 видов этого рода (Ярмоленко, 1936; Черепанов, 1973), хотя некоторые из них признаются не всеми исследователями.

По литературным данным (Darlington, Wylie, 1955; «Хромосомные числа цветковых растений», 1969), для рода характерны основные числа хромосом $x=11, 12, 13$, у ряда видов отмечены автополиплоидия и анеуплоидия. Это в сочетании с рядом спорных вопросов систематики делает род интересным объектом цитотаксономических исследований. Данные о числах хромосом уже были успешно использованы для решения некоторых вопросов систематики североамериканских таксонов, родственных *U. dioica* (Bassett et al., 1974), а именно была показана несостоятельность возведения в ранг вида некоторых форм.

Для территории СССР известны единичные определения чисел хромосом видов рода *Urtica* с Сахалина (Соколовская, 1960) и с Чукотского п-ова (Жукова, 1967); для европейской части СССР данных о числах хромосом этого рода нет.

Среди видов рода *Urtica*, распространенных в СССР, наиболее сложна систематика *U. dioica* и нескольких близких видов, которые нередко рассматриваются в его пределах. К таким видам на территории средней полосы европейской части СССР мы относим, помимо *U. dioica* s. str., также *U. galeopsifolia* Wierzb. ex Opiz и *U. pubescens* Ledeb. Эту группу таксонов в настоящей статье мы будем называть *U. dioica* s. l.

U. galeopsifolia (описан из Венгрии Opiz, 1825, цит. по: Domin, 1943) и *U. pubescens* (описан из окрестностей Астрахани — Ledebour, 1833), согласно авторским диагнозам, близки к *U. dioica*, но отличаются от него главным образом обильным мягким опушением всего растения. Эти таксоны неоднократно понижались в ранге (Trautvetter, 1855; Weddell, 1869; Шмальгаузен, 1897; Negi, 1912; Soó, 1970), ставился вопрос об их единстве (Kanitz, 1872). Во «Флоре юго-востока европейской части СССР» (Сухова, 1930), а затем во «Флоре СССР» (Ярмоленко, 1936) *U. pubescens* был восстановлен в ранге вида; название *U. galeopsifolia* не приводилось даже в синонимах. Во «Флоре УРСР» (Лоначевский, Котов, 1952) *U. galeopsifolia* был признан в ранге вида, как его синоним приведена разновидность *U. dioica* var. *pubescens* (Ledeb.) Schmalh. Насколько нам известно, это было первое упоминание названия *U. galeopsifolia* для территории СССР. В вышедшей позднее «Flora Europaea» (Ball, 1964) эти таксоны рассматриваются в пределах *U. dioica*.

Просмотр гербарного материала (в том числе типа *U. pubescens*) показал, что почти все растения, относящиеся к *U. dioica* s. l., наряду со жгучими волосками, которые так характерны для рода, в разной степени опушены простыми волосками. Между числом простых и жгучих волосков обычно корреляции нет; полностью неопушенные формы встречаются редко. На общем фоне разнообразных, в целом слабоопушенных форм выделяются растения, которые

обильно опушены простыми волосками по стеблю, черешкам, листьям (на нижней стороне листа волоски многочисленны не только по жилкам, но и между ними); у таких растений, как правило, мало жгучих волосков, а на нижней стороне листа они обычно отсутствуют. Кроме того, эти растения обособлены экологически, приурочены к более увлажненным местообитаниям: низинным болотам, поймам рек, черноольховым лесам и т. п. По-видимому, они обособлены также и географически, так как до сих пор отмечены только на юге европейской части страны, южнее примерно 52° с. ш. Экземпляры с такими признаками и описывались как *U. galeopsifolia* и *U. pubescens*. Среди сильно опушенных растений в свою очередь есть различия между формами с юго-запада европейской части СССР (*U. galeopsifolia*) и из нижнего Поволжья (*U. pubescens*) в основном по характеру опушения (длине волосков, их обилию) и общему габитусу растения. Однако встречается довольно много разнообразных промежуточных форм как между сильно- и слабоопушенными формами, так и между растениями с различными типами опушения. Это разнообразие форм мы старались учесть при выборе растений для определения чисел хромосом.

Материал для кариологических исследований в виде корневищ и семян был собран во время экспедиционных поездок летом 1980 г. по Украине, южной Белоруссии, нижнему Поволжью и Ленинградской обл. Одновременно был собран гербарий, который передан на хранение в Гербарий Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР. Хромосомы подсчитывали на метафазных пластинках в меристематических клетках корней взрослых растений, выращенных из корневищ в оранжерее, в отдельных случаях использовали корни проростков. Приготавливали микротомные препараты по стандартной методике (фиксация хроматоцефромолом по Навашину, толщина срезов 8—10 мкм, окраска генциан-виолетом). Подсчет хромосом и измерение их длины проводили на рисунках. Результаты исследования представлены в табл. 1. Для сравнения в табл. 2 приведены литературные данные о числах хромосом *U. dioica* s. l., определенных у растений из ряда стран Западной Европы и Северной Америки.

Как видно из табл. 1, нами найдены как диплоиды ($2n=26$), так и тетраплоиды ($2n=52$). По-видимому, тетраплоидами ($2n\approx 50$) являются еще два образца: Киев, Труханов остров, лесопарк, № 106, 13 VIII 1980; БССР, Припятский заповедник, луг, № 189/1, 3 IX 1980.

Мы обнаружили формы только с одним основным числом хромосом $x=13$. В литературе для *U. dioica* приводятся как $x=13$, так и $x=12$ (табл. 2). Отсутствие форм с $x=12$ объясняется, по-видимому, неполнотой исследованного нами материала.

В отношении хромосом следует отметить, что у *U. dioica* они мелкие (0.5—2.0 мкм длины), что согласуется с литературными данными (Fothergill, 1936). Малые размеры не позволяют детально исследовать морфологию хромосом, но на удачно ориентированных срезах можно видеть, что большая часть хромосом, по-видимому, метацентрические (см. рисунок, 1—3 — вклейка). На отдельных метафазных пластинках можно видеть спутничные хромосомы (до двух в диплоидном наборе). Иногда заметно, что от некоторых хромосом отходят длинные темные тяжи, напоминающие спутничные нити (см. рисунок, 3). Диплоиды и тетраплоиды по размерам хромосом не различаются. Суммарная длина хромосом диплоидного набора составляет 27—33, тетраплоидного — 53—61 мкм. Часто хромосомы в пластинках сближены, нередко слипаются. D. Woodland et al. (1976) наблюдали аналогичное явление при исследовании североамериканских представителей рода и считают его артефактом при использовании уксуснокислых красителей.

В нашем материале у большинства исследованных сильно опушенных форм, предположительно относящихся к *U. galeopsifolia* и *U. pubescens*, установлен диплоидный набор хромосом. Кроме того, диплоидами оказались несколько слабоопушенных экземпляров из поймы Десны и с юга Белоруссии, а также растения, промежуточные по признаку опушения. Тетраплоидный набор хромосом найден у слабоопушенных и неопушенных форм, растущих как в лесах, так и по рудеральным местам, а также у одного сильноопушенного растения. Ранее среди таксонов, родственных *U. dioica*, диплоиды были известны только для *U. sondenii* (Simm.) Avr. (= *U. dioica* ssp. *sondenii* (Simm.) Hyl.), распро-

ТАБЛИЦА 1

Числа хромосом у исследованных форм *Urtica dioica* s. l.

Форма	2n	Место сбора растений, дата, № образца
<i>Urtica dioica</i> — неопушенные и слабоопушенные формы	52	Ленинградская обл., окр. оз. Отрадного. По заброшенной усадьбе, на сильном освещении, 27 VIII 1980, № 93
	52	БССР, Гомельская обл., Припятский заповедник. Черноольшанник кочедыжниковый, в затенении, 1 IX 1980, № 179/1
	52	УССР, Черкасская обл., Каневский заповедник. По дну оврага, 17. VIII 1980, № 116
	52	УССР, Черкасская обл., Каневский заповедник. Пятнами среди злаково-разнотравного луга, 18 VIII 1980, №№ 126/1, 126/3, 126/4
	52	УССР, Черкасская обл., Каневский заповедник. По дну оврага, у ручья, 20 VIII 1980, № 132/1
	52	Там же, 20 VIII 1980, № 134/1
	52	УССР, Черкасская обл., окр. с. Мошны. Обочина лесной дороги, 22 VIII 1980, № 142/1
	52	УССР, Черкасская обл., окр. с. Мошны. Ирдынское болото. Край заболоченного черноольшанника, 23 VIII 1980, № 160
	52	Саратовская обл., Лысогорский р-н, окр. дер. Не- вежкино. Склон лощины, 2 VII 1980, № 32
	52	Саратовская обл., Лысогорский р-н, окр. дер. Не- вежкино. По краю лесной дороги, 4 VII 1980, № 46
	26	УССР, Киевская обл., правый берег р. Десны у дер. Новоселки. Край полевой дороги в пойме реки, 14 VIII 1980, №№ 107/1, 107/5
	26	БССР, Гомельская обл., Припятский заповедник. Дубрава широколиственно-пойменная, 2 IX 1980, №№ 184/1, 184/4
Опушенная форма (<i>U. gale- opsifolia</i>)	26	УССР, Черкасская обл., окр. с. Мошны. Край Ирдынского болота, 22 VIII 1980, № 147/1
	26	Там же, 22 VIII 1980, № 148/1
	26	УССР, Черкасская обл., окр. с. Мошны, Ирдынское болото. Край сплошных зарослей манника, 22 VIII 1980, № 151/1
	26	УССР, Черкасская обл., окр. с. Мошны, Ирдынское болото. Среди зарослей тростника и покосника, 22 VIII 1980, № 155/1
	26	УССР, Черкасская обл., окр. с. Мошны, Ирдынское болото. Край заболоченного черноольшанника, 23 VIII 1980, № 162
	26	БССР, Гомельская обл., Припятский заповедник. Разреженная дубрава широколиственно-пойменная, 2 IX 1980, № 184/1
	52	УССР, Черкасская обл., окр. с. Мошны. Непользуемый осушенный торфяник у края Ирдынского болота, 22 VIII 1980, № 145/1
Опушенная форма (<i>U. rubes-</i> <i>centra</i>)	26	Дельта Волги, Обжоровский участок Астраханского заповедника. В зарослях тростника и еже- вики, 18 VI 1980, № 11
	26	Саратовская обл., Лысогорский р-н, окр. дер. Не- вежкино. Среди кустарника по берегу реки, 4 VII 1980, № 36/1
Промежуточные формы по признаку опушения	26	УССР, Черкасская обл. окр. с. Мошны, Ирдынское болото. Берег спрямленной речки, 23 VIII 1980, № 158/3
	26	БССР, Гомельская обл., Припятский заповедник. Обочина узкоколейной железной дороги, 1 IX 1980, № 177

ТАБЛИЦА 2

Литературные данные о числах хромосом *Urtica dioica* s. l.

Вид (подвид, разновидность)	n	2n	Автор	Происхождение материала
<i>U. dioica</i> L.	24	48	Meurman, 1925	Дания
		48	Heitz, 1926	Неизвестно
		48	Tischler, 1934	»
		52	Fothergill, 1936	Англия
	24		Rohweder, 1937	Неизвестно
		48	Löve A., Löve D., 1942	Швеция
		48	Löve A., Löve D., 1956	Исландия
	≈24		Sorsa, 1962	Финляндия
		48, 52	Gadella, Kliphuis, 1963	Нидерланды
		52	Taylor, Mulligan, 1968	Острова Королевы Шарлотты
	24		Laane, 1969	Норвегия
		48	Murin, Váchová (см. Majovsky, 1970)	ЧССР (Словакия)
		48, 52	Izmailow, 1971	Польша
		52	Gadella, Kliphuis, 1971	Нидерланды
		52	Bassett, Crompton (см. A. Löve, 1972)	Финляндия
<i>U. dioica</i> var. <i>hispida</i> DC.		52	Löve A., Kjellqvist, 1974	Испания
<i>U. dioica</i> var. <i>subinermis</i> Uechtr.		48	Uhrliková (см. Majovsky, 1974)	Чехословакия
<i>U. dioica</i> ssp. <i>dioica</i>		48	Uhrliková (см. Majovsky, 1974)	»
<i>U. dioica</i> ssp. <i>dioica</i>		52	Bassett et al., 1974	Канада
		52	Woodland, 1974	США и Канада
<i>U. dioica</i> ssp. <i>gracilis</i> (Ait.) Sel. (= <i>U. gracilis</i> Ait.)		52	Nurmi, 1980	Финляндия
		52	Fothergill, 1936	Венгрия, Будапешт, Бот. сад
<i>U. dioica</i> ssp. <i>holosericea</i>		26, 52	Bassett et al., 1974	Канада
		26, 52	Woodland, 1974	США и Канада
		диплоид (26?)	» 1974	США
<i>U. dioica</i> ssp. <i>sondenii</i> (Simm.) Hyl. (= <i>U. sondenii</i> (Simm.) Avror.)		48	Löve A., Löve D., 1961	Швеция
		26	Löve A., Löve D., 1975	»
		26	Bassett, Crompton (см. A. Löve, 1972)	Финляндия
		26	Bassett et al., 1974	»
		26	Nurmi, 1980	»

страненного в гористой части северной Скандинавии и на севере европейской части СССР (Аврорин, 1956; Толмачев, 1966), а также для близкого к нему североамериканского таксона *U. gracilis* Ait. (= *U. dioica* ssp. *gracilis* (Ait.) Sel.). J. Nurmi (1980), исследуя *U. dioica* ssp. *sondenii* и *U. dioica* ssp. *dioica* в Финляндии, высказал предположение о наличии у *U. dioica* ssp. *dioica* (что соответствует *U. dioica* s. str. в нашем понимании) диплоидной хромосомной расы.

Вопрос о разграничении морфологически близких форм с различным уровнем пloidности решается по-разному (Lewis, 1967; Юрцев, Жукова, 1968). Исследователи рода *Urtica* склонны объединять такие формы в единые таксоны. Так, A. Löve и D. Löve (1942) таксономически не выделяют тетраплоидов, встречающихся у преимущественно диплоидного вида *U. urens* L. Bassett et al. (1974) объединяют в североамериканский таксон *U. dioica* ssp. *gracilis* диплоиды и тетраплоиды, морфологически одинаковые, хотя и обособленные географически.

Тот факт, что исследованные нами опушенные формы являются в основном диплоидами, а слабоопушенные и неопушенные — преимущественно тетраплоидами, а также экологическая обособленность опушенных форм свидетельствуют, на наш взгляд, в пользу того, что те и другие заслуживают обособления в таксоны по крайней мере подвидового ранга. Между такими таксонами возможны гибридизация и интрогрессия, так как среди неопушенных форм хотя и редко, но встречаются диплоиды, как и среди опушенных — тетрапло-

иды; этим можно объяснить наличие промежуточных форм. Недостаток гербарного материала и данных по числам хромосом не дают пока возможности решить этот вопрос более определенно. Исследования в этом направлении нами будут продолжены.

Автор благодарен О. И. Захаревой за постоянную помощь в работе и ценные советы при написании статьи.

ЛИТЕРАТУРА

- Аврорин Н. А. (1956). Сем. *Urticaceae*. В кн.: Флора Мурманской области, 3. М.; Л., Изд. АН СССР. — Жукова П. Г. (1967). Числа хромосом у некоторых видов растений крайнего северо-востока СССР. II. Бот. ж., 52, 7. — Лоначевский А. А., Котов М. И. (1952). Сем. *Urticaceae*. В кн.: Флора УРСР, 4. Київ, Вид. АН УРСР. — Соловковская А. П. (1960). Числа хромосом у представителей сахалинского крупнотравья. Вестн. ЛГУ, сер. биол., 2, 9. — Сухов Ю. Д. (1930). Сем. *Urticaceae*. В кн.: Флора юго-востока европейской части СССР, 4. Тр. Ю. бот. сада, 43, 1. — Толмачев А. И. (1966). Сем. *Urticaceae*. В кн.: Арктическая флора СССР, 5. М.; Л., Наука. — Хромосомные числа цветковых растений. (1969). Под ред. Ан. А. Федорова. Л., Наука. — Черепанов С. К. (1973). Свод дополнений и изменений к «Флоре СССР» (тт. I—XXX). Л., Наука. — Шмальгаузен И. И. (1897). Флора средней и южной России, 2. Киев. — Юрцев Б. А., Жукова П. Г. (1968). Полиплоидные ряды и таксономия (на материале анализа некоторых групп арктических бобовых). Бот. ж., 53, 11. — Яромленко А. В. (1936). Сем. *Urticaceae*. В кн.: Флора СССР, 5. М.; Л., Изд. АН СССР. — Ball P. W. (1964). *Urtica*. In: Flora Europaea, I. Cambrige, Univ. Press. — Bassett I. J., Crompton C. W., Woodland D. W. (1974). The family *Urticaceae* in Canada. Canad. J. Bot., 52, 3. — Chrtek J. (1979). Bemerkungen zur Gliederung der Gattung *Urtica* L. Folia Geobot. et Phytotax., 14, 3. — Darlington C. D., Wylie A. P. (1955). Chromosome atlas of flowering plants. London. — Domin K. (1943). Filipa Maximiliana Opize «Naturalientausch» (1823—1830). Vest. čes. spol. nauk., Praha. — Fotherill P. G. (1936). Somatic chromosomes in *Urtica* Proc. Univ. Durham Phil. Soc., 9, 4. — Gadella T. W. J., Kliphuis E. (1963). Chromosome numbers of flowering plants in the Netherlands. Acta Bot. Neerl., 12, 2. — Gadella T. W. J., Kliphuis E. (1974). Chromosome numbers of flowering plants in the Netherlands. V. Proc. kon. Ned. Acad. wetens., ser. C, 74, 4. — Hegi G. (1912). Illustrierte Flora von Mittel Europa, 3. München. — Heitz E. (1926). Die Nachweis der Chromosomen. Zeitschr. Bot., 18. — Hutchinson J. (1967). The genera of the flowering plants. London. — Izmailov R. (1974). *Urtica*. In: Skalinská M. et al. Studies in chromosome numbers of Polish angiosperms. 8th contr. Acta biol. Cracow, ser. bot., 14. — Kanitz A. (1872). Ueber *Urtica oblongata* Koch nebst einigen Andeutungen über andere Nessel-Arten. Flora, 55, 2. — Laane A. M. (1969). Meiosis and structural hybridity in some Norwegian plant species. Blyttia, 27, 3. — Ledebour C. F. (1833). Flora Altaica, 4. Berolini. — Lewis H. (1967). The taxonomic significance of autopolyploidy. Taxon, 16, 4. — Löve A. (1972). IOPB chromosome numbers reports. XXXVIII. Taxon, 21, 5—6. — Löve A., Kjellqvist E. (1974). Cytotaxonomy of Spanish plants. III. Lagasclia, 4, 1. — Löve A., Löve D. (1942). Cytotaxonomic studies on boreal plants. I. Some observations on Swedish and Icelandic plants. K. Fysiogr. Sälls. Fört., 12, 6. — Löve A., Löve D. (1956). Cytotaxonomical conspectus of the Icelandic flora. Acta Hort. Goth., 20, 4. — Löve A., Löve D. (1961). Chromosome numbers of central and northwest plant species. Opera bot. (Lund.), 5. — Löve A., Löve D. (1975). IOPB chromosome numbers reports. XLIX. Taxon, 24, 4. — Majovsky J. (1970). Index of chromosome numbers of Slovakian flora. (Part 1). Acta fac. rer. nat. Univ. Comen., bot., 16. — Majovsky J. (1974). Index of chromosome numbers of Slovakian flora. (Part 4). Acta fac. rer. nat. Univ. Comen., bot., 23. — Meurman O. (1925). The chromosome behavior of some dioecious plants and their relatives with special reference to the sex chromosomes. Comm. biol. soc. sci. fenn., 2, 3. — Nurm J. (1980). Pohjannokkonen (*Urtica dioica* ssp. *sondenii*) Etelä-Suomessa. Mem. Soc. Faun. Fl. Fenn., 56, 4. — Rohwedder H. (1937). Versuch zur Erfassung der mengenmässigen Bedeckung der Darss und Zingst mit polyploiden Pflanzen. Planta, 27, 4. — Soró R. (1970). A magyar flóra es vegetáció rendszertani növényföldrajzi kéziköngve, 4. Budapest, Akadémiai-kiadó. — Sorsa V. (1962). Chromosomenzahlen Finnischer Kormophyten. I. Ann. Acad. sci. fenn., ser. A, 4, biol., 58. — Taylor R. L., Mulligan G. A. (1968). Flora of the Queen Charlotte Islands. Res. branch Canad. dep. agric. monogr., 4, 2. Ottawa, Queenis printer. — Tischler G. (1934). Die Bedeutungen der Polyploidie für die Verbreitung der Angiospermen, erläutert an den Aften Schleswid-Holstein, mit Ausblicken auf andere Florenggebiete. Bot. Jahrb., 67. — Trutvetter E. R. (1855). Ueber die *Urticaceae* des Kiowschen Gouvernements. Bull. phys.-math. acad. sci. (Petersb.), 13, 12. — Weddell H.-A. (1869). *Urticaceae*. In: A. De Candolle. Prodrum systematis naturalis Regni vegetabilis, 16, 1. — Woodland D. W. (1974). Cytological and phenolic relationships in the genus *Urtica* in North America. Amer. J. Bot., 61, 5 Suppl. — Woodland D. W., Bassett I. J., Crompton C. W. (1976). The annual species of stinging nettle (*Hesperocnide* and *Urtica*) in North America. Canad. J. Bot., 54, 3—4.

Е. И. Высоцкая

РЕЗУЛЬТАТЫ КАРИОЛОГИЧЕСКОГО ИССЛЕДОВАНИЯ
ЛИСТВЕННЫХ МХОВ С ГОРНОГО АЛТАЯE. I. VYSOTSKAYA. THE RESULTS OF THE CARYOLOGICAL STUDY OF LEAFY MOSSES
FROM THE MOUNTAIN ALTAI

Впервые приводятся числа хромосом для 29 видов листовенных мхов с Горного Алтая. Данные для семи видов — *Cynodontium polycarpum* ($n=14$), *Rhabdoweisia kusenevae* ($n=14$), *Desmatodon systylius* ($n=26$), *Tortula sinensis* ($n=24$), *T. norvegica* ($n=12+1$), *Plagiobryum demissum* ($n=10$), *Bryum pallens* ($n=20$) — получены впервые. Полиплодные хромосомные расы обнаружены у *Orthodicranum montanum* ($n=7$, $n=13$). Обсуждаются вопросы внутривидовой и межвидовой дифференциации кариотипов некоторых таксонов.

Кариологические исследования мохообразных, проводимые в нашей стране полтора последних десятилетия, охватили немногие районы. Наиболее полно исследована территория Украины (Лазаренко, Высоцкая, 1964; Лазаренко, Высоцкая, 1965; Высоцкая, 1967; Высоцкая, 1972, 1975, 1979; Лазаренко и др., 1971; Бачурина, Солонина, 1972) и Прибалтики (Высоцкая, Фетисова, 1969; Фетисова, Высоцкая, 1970; Высоцкая, Данилків, 1973; Данилків, Высоцкая, 1975; Данилків, 1976, 1978); известны данные по хромосомным числам бриофлоры Средней Азии (Лазаренко, Лесняк, 1966; Лазаренко и др., 1968, 1970, 1971; Маматкулов, 1969, 1971, 1972, 1974) и Кавказа (Лазаренко и др., 1967, 1969; Высоцкая, 1970). Для мхов из остальных районов страны, в том числе и обширных регионов Сибири, имеются лишь единичные и случайные сведения. Из Алтая было известно число хромосом только для одного вида — *Bryobrittonia pellucida* Will.¹ (Лазаренко и др., 1971).

Материал для исследования автор собрала во время ботанико-географической экскурсии по Горному Алтаю в июле 1977 г., осуществленной в период прохождения VII Всесоюзного совещания по вопросам изучения и освоения флоры и растительности высокогорий. Почти все образцы фиксировали в полевых условиях. Кариологический анализ проводили на временных давленных ацетокарминовых препаратах, изготовленных по стандартной методике. Хромосомы подсчитывали в мейозе. Микрофильмы метафазных пластинок и гербарные образцы исследованных видов хранятся в отделе экспериментальной морфологии растений Львовского отделения Института ботаники им. Н. Г. Холодного АН УССР.

Сведения о числах хромосом 29 исследованных видов алтайской бриофлоры даны в таблице, где указаны, кроме того, место сбора и гербарный номер образца. У семи видов — *Cynodontium polycarpum*, *Rhabdoweisia kusenevae*, *Desmatodon systylius*, *Tortula sinensis*, *T. norvegica*, *Plagiobryum demissum*, *Bryum pallens* — числа хромосом установлены впервые.

Несколько видов сем. *Dicranaceae* — *Cynodontium polycarpum* ($n=14$) и *Rhabdoweisia kusenevae* ($n=14$) — представители родов, наименее изученных в цитотаксономическом плане. В наборах хромосом *Rh. kusenevae* мы наблюдали по одному микробиваленту с преждевременной дизъюнкцией (см. рисунок, 3). Из восьми европейских представителей рода *Rhabdoweisia* B. S. G. до сих пор были известны числа хромосом лишь у двух видов — *Rh. denticulata* (Brid.) B. S. G., $n=13+1$ (Smith, Newton, 1966) и *Rh. crenulata* (Mitt.) James, $n=13+1$ (Smith, Newton, 1966; Newton, 1971), у которых также наблюдались аналогичные микробиваленты. Очевидно, наличие микробивалентов является родовым признаком кариотипов всех видов рода *Rhabdoweisia*, как это имеет место у видов секции *Calypotropus* Lindb. рода *Orthotrichum* Hedw. или в роде *Ulota* Mohr (*Orthotrichaceae*) — Высоцкая (1979).

Два алтайских образца *Orthodicranum montanum* (*Dicranaceae*), собранных на одном участке (см. таблицу и рисунок, 6а, 6б), относились к двум разным

¹ Латинские названия видов приводятся по «Определителю листостебельных мхов СССР. Верхоплодные мхи» Л. И. Савич-Любичкой и З. Н. Смирновой (1970) и «Определителю листостебельных мхов Центральной Сибири» Л. В. Бардунова (1969).

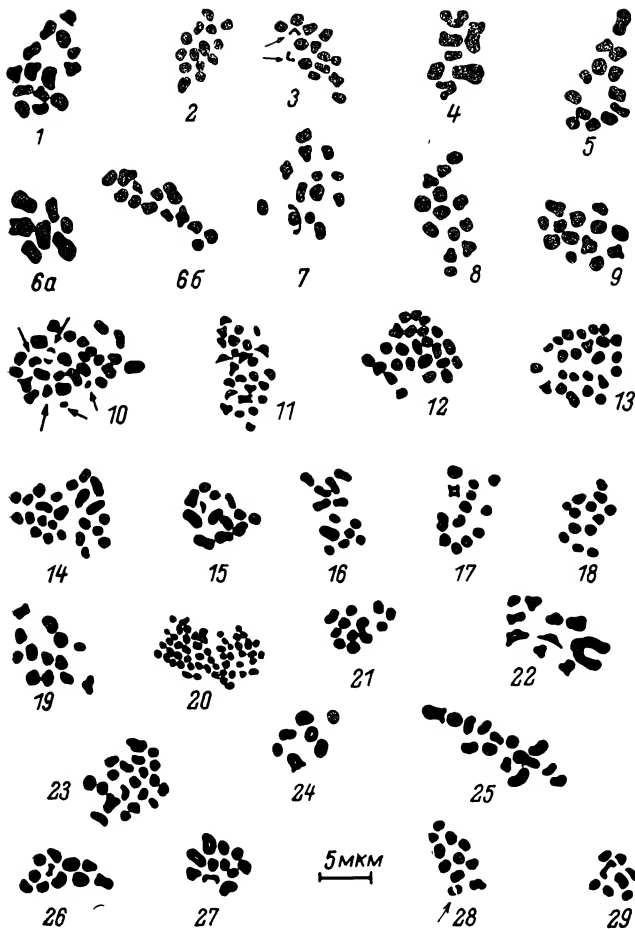
Вид, место сбора; № образца	n	Литературные данные
<i>Distichium capillaceum</i> (Hedw.) B. S. G. О н г у д а й с к и й р-н, Семинский перевал, 1850 м над ур. м., на скалах в кедровом лесу; 30.77	14	n=14 (Steere, 1954; Anderson, Crum, 1958; Smith, Newton, 1968; Лазаренко и др., 1971)
<i>Cynodontium polycarpum</i> (Hedw.) Schimp. О н г у д а й с к и й р-н, седловина между Айгулакским и Курайским хребтами, 2000 м над ур. м., высокогорное болото; 34.77 Семинский перевал, 1850 м над ур. м., на скалах в кедровом лесу; 28.77	14	
<i>Rhabdoweisia kusenevae</i> Broth. Там же, 26.77	14	
<i>Dicranum muehlenbeckii</i> B. S. G. Там же, 16.77, 18.77 О н г у д а й с к и й р-н, седловина между Айгулакским и Курайским хребтами, 2000 м над ур. м., высокогорное болото; 33.77	7	n=7 (Висоцька, 1975)
<i>D. scoparium</i> Hedw. Ш е б а л и н с к и й р-н, окр. с. Усть-Сема, левый берег р. Катунь, сосново-березовый лес; 67.77	13	n=11 (Yano, 1951); n=12 (Vaarama, 1950; Anderson, Bryan, 1958; Al-Aish, Anderson, 1960; Briggs, 1965; Smith, Newton, 1966, 1968; Khanna, 1967; Ramsay, 1968); n=12+m (Briggs, 1965; Bryan, 1973); n=13 и n=14 (Лазаренко и др., 1971); n=14+3 (Данилків, Висоцька, 1975)
<i>Orthodicranum montanum</i> (Hedw.) Loeske Там же, 85.77, 76.77	7	n=7 (Висоцька, 1975); n=13 (Данилків, 1976); n=14 (Лазаренко и др., 1971)
<i>O. flagellare</i> (Hedw.) Loeske Там же, 75.77, 77.77, 78.77	13	n=23 (Anderson, Bryan, 1958)
<i>Encalypta vulgaris</i> Hedw. О н г у д а й с к и й р-н, место слияния рек Чуи и Катунь, 700 м над ур. м., южный склон, скалы; 44.77	13	n=13+1 (Steere et al., 1954; Khanna, 1967; Висоцька, 1975); n=26 (Висоцкая, 1967; Smith, Newton, 1968; Лазаренко и др., 1971); n=39 (Лазаренко и др., 1968)
<i>E. ciliata</i> Hedw. У л а г а н с к и й р-н, окр. пос. Ак-Таш, Курайский хребет, 2450 м над ур. м., южный склон, щебнистая осыпь; 38.77 О н г у д а й с к и й р-н, Семинский перевал 1850 м над ур. м., кедровый лес, на скалах; 15.77	13	n=13 (Anderson, Crum, 1958; Smith, Newton, 1968; Висоцька, 1979)
<i>Aloina rigida</i> (Hedw.) Limpr. К о ш - А г а ч с к и й р-н, окр. с. Чаган-Узун, 1800 м над ур. м., щебнистые осыпи; 47.77	26	n=24 (Лазаренко и др., 1971); n=26 (Smith, Newton, 1968)
<i>Desmatodon systylius</i> Schimp. У л а г а н с к и й р-н, Курайский хребет, окр. пос. Ак-Таш, 2450 м над ур. м., щебнистые осыпи на южном склоне; 39.77	24	

Вид, место сбора; № образца	n	Литературные данные
<i>Tortula muralis</i> Hedw. У ла га н с к и й р-н, окр. пос. Ак-Таш, Курайский хребет, 2450 м над ур. м., на камне; 79.77	24	n=24 (Лазаренко и др., 1971; Данилків, Висоцька, 1975); n=26 (Newton, 1968; Ramsay, 1968); n=27 (Ramsay, 1968); n=30 (Высоцкая, 1967); n=48 (Steere et al., 1954; Ireland, 1967; Лазаренко и др., 1971; Bryan, 1973; Ramsay, 1974); n=50 (Newton, 1968); n=52 (Vaarama, 1956; Newton, 1968; Ramsay, 1968); n=55+1 (Vaarama, 1956); n=60 (Vaarama, 1953; Высоцкая, 1967); n=66 (Vaarama, 1953)
<i>T. sinensis</i> (C. Müll.) Broth. Там же, 82.77	24	
<i>T. mucronifolia</i> Schwaegr. О н г у д а й с к и й р-н, долина р. Малый Ильгумень, подъем на Чикетаманский перевал, на скалах у Чуйского тракта; 71.77	24	n=12 и n=24 (Anderson, Crum, 1958); n=26 (Khanna, 1967); n=30 (Steere, 1954)
<i>T. norvegica</i> (Web.) Lindb. У ла га н с к и й р-н, окр. пос. Ак-Таш, Курайский хребет, 2450 м над ур. м., южный склон, на камне; 63.77	12+1	
<i>Bryoerythrophyllum recurvirostrum</i> (Hedw.) Chen Там же, 43.77 О н г у д а й с к и й р-н, долина р. Малый Ильгумень, подъем на Чикетаманский перевал, на скалах у Чуйского тракта; 73.77	13	n=12+1 (Высоцкая, 1967); n=13 (Steere, 1954; Anderson, Crum, 1958; Smith, Newton, 1966; Khanna, 1967; Лазаренко и др., 1971; Данилків, Висоцька, 1975); n=13+1 (Лазаренко и др., 1971)
<i>Schistidium apocarpum</i> (Hedw.) B. S. G. Ш е б а л и н с к и й р-н, окр. с. Усть-Сема, левый берег р. Катунь, сосново-березовый лес, на камнях; 57.77, 86.77	13	n=12 (Vaarama, 1953); n=13 (Steere, 1954; Holmen, 1958; Khanna, 1967; Smith, Newton, 1967; Лазаренко и др., 1971; Bryan, 1973); n=14 (Khanna, 1967, Messmer, Lersten, 1968; Лазаренко и др., 1971; Висоцька, Данилків, 1973)
<i>S. confertum</i> (Funck) B. S. G. О н г у д а й с к и й р-н, долина р. Малый Ильгумень, подъем к Чикетаманскому перевалу, на скалах, 74.77. На Чикетаманском перевале; 91.77	13	n=13 (Высоцкая, 1967; Smith, Newton, 1967; Лазаренко и др., 1971); n=26 (Лазаренко и др., 1971; Висоцька, Данилків, 1973); n=26+1 (Лазаренко и др., 1971)
<i>Grimmia ovalis</i> (Hedw.) Lindb. У ла га н с к и й р-н, Улаганский перевал, 2000 м над ур. м., на камнях; 60.77 О н г у д а й с к и й р-н, Семинский перевал, 1850 м над ур. м., кедровый лес, на скалах; 19.77	13	n=13 (Anderson, Crum, 1958; Khanna, 1967; Лазаренко и др., 1971)
<i>Funaria hygrometrica</i> Hedw. К о ш - А г а ч с к и й р-н, окр. с. Курай, 1550—1600 м над ур. м.; 54.77	56	n=14 (Wettstein, 1924; Vaarama, 1953; Anderson, Crum, 1958; Györfy, 1964; Высоцкая, 1967; Лазаренко, 1967; Smith, Newton, 1967; Bryan, 1973); n=21 (Лазаренко и др., 1971); n=28 (Vaarama, 1950, 1955, 1956; Steere et al., 1954; Bryan, 1957, 1973; Sannomiya, 1958; Khanna, 1960; Ramsay, 1974; Smith, Newton, 1968; Лазаренко и др., 1971; Бачурин, Солонина, 1972; Данилків, Висоцька, 1975); n=56 (Bryan, 1957, 1973; Лазаренко и др., 1971)

Вид, место сбора; № образца	n	Литературные данные
<i>Pohlia longicollis</i> (Hedw.) Lindb. О н г у д а й с к и й р-н, Семинский пе- ревал, 1850 м над ур. м., кедровый лес, на скалах; 27.77	11	n=11 (Khanna, 1967); n=22 (Yano, 1953)
<i>Plagiobryum demissum</i> (Hornsch.) Lindb. У л а г а н с к и й р-н, окр. пос. Ак- Таш, Курайский хребет, 2450 м над ур. м., южный склон, на почве; 42.77.	11	
<i>Bryum pallens</i> Sw. Т а м же, 36.77	10	
<i>Plagiopus oederi</i> (Brid.) Limpr. О н г у д а й с к и й р-н, Семинский перевал, 1950 м над ур. м., кедровый лес, на скалах; 24.77	7	n=7 (Ireland, 1963; Khanna, 1967; Smith, Newton, 1968); n=8 (Bryan, 1973; Висоцкая, 1979)
<i>Meesia uliginosa</i> Hedw. Т а м же, 31.77	14	n=13 (Anderson, Crum, 1958); n=14 (Smith, Newton, 1968); n=14+1 (Ramsay, 1968)
<i>Leskea polycarpa</i> Hedw. Ш е б а л и н с к и й р-н, окр. с. Усть- Сема, левый берег р. Катунь, сосново- березовый лес, на почве; 90.77	11	n=10 (Smith, Newton, 1968); n=10+1 (Bryan, 1973); n=10+2 (Vaarama, 1956), n=11 (Лазаренко и др., 1971; Данилків, Висоцкая, 1975)
<i>Drepanocladus uncinatus</i> (Hedw.) Warnst. К о ш - А г а ч с к и й р-н, окр. с. Ку- рай, 1550 м над ур. м., у ручья; 66.77	11	n=10 (Smith, Newton, 1967; Лаза- ренко и др., 1971); n=11 (Лазаренко и др., 1971); n=12 (Vaarama, 1950; Steere, 1954; Anderson, Crum, 1958); n=20 (Лазаренко и др., 1971; Да- нилків, 1976)
<i>Hypnum lindbergii</i> Mitt. Ш е б а л и н с к и й р-н, окр. с. Усть- Сема, левый берег р. Катунь, сосново- березовый лес, на почве; 45.77	11	n=10 (Yano, 1953, 1957); n=11 (Al- Aish, Anderson, 1961)
<i>Ctenidium molluscum</i> (Hedw.) Mitt. Т а м же, 93.77	8	n=8 (Висоцкая, 1967; Smith, Newton, 1967; Лазаренко и др., 1971)

полиплоидным расам: моноплоидной ² (n=7) и диплоидной (n=13). Аналогичная ситуация обнаружилась при анализе карпатских образцов, где в одних и тех же местообитаниях были найдены растения моно- и диплоидных уровней (Висоцкая, 1967; Висоцкая, 1975). Но в отличие от карпатского диплоида (n=14) алтайский является гиподиплоидом (n=13; см. рисунок, 6б). Внутривидовая анеуплоидия диплоидных форм широко распространена у многих представителей сем. *Dicranaceae*. В отличие от моноплоидных форм, сохранившихся лишь у немногих представителей этого семейства и отличающихся стабильностью числа и морфологических особенностей крупных, хорошо дифференцированных бивалентов (как у исследованного из Алтая *Dicranum muehlenbeckii* и *Orthodicranum montanum* — см. рисунок, 4, 6а), у форм диплоидного уровня, составляющих основную часть видового состава семейства, больше, чем в какой-либо другой группе *Bryopsida*, распространена анеуплоидия на меж- и особенно внутривидовом уровнях. Так, у *Dicranum scoparium*, имеющего на Алтае n=13, из других мест известны расы с гаплоидными числами от 11 до 14+1 (Vaarama, 1950; Yano, 1951; Anderson, Bryan, 1958; Al-Aish, Anderson, 1960; Briggs,

² Обозначение пloidности здесь и ниже указано по отношению к гаплофазе, являющейся основной жизненной формой мохообразных.



Метафазные пластинки листовых мхов с Горного Алтая.
Стрелками показано преждевременное расхождение бивалентов.

1 — *Distichium capillaceum* (n=14), 2 — *Cynodontium polycarpum* (n=14), 3 — *Rhabdoweisia kusenevae* (n=14), 4 — *Dicranum muehlenbeckii* (n=7), 5 — *D. scoparium* (n=13), 6a — *Orthodicranum montanum* (n=7), 6b — *O. montanum* (n=13), 7 — *O. flagellare* (n=13), 8 — *Encalypta vulgaris* (n=13), 9 — *E. ciliata* (n=13), 10 — *Aloina rigida* (n=26), 11 — *Desmatodon systylius* (n=26), 12 — *Tortula muralis* (n=24), 13 — *T. sinensis* (n=24), 14 — *T. mucronifolia* (n=24), 15 — *T. norvegica* (n=12+1), 16 — *Bryoerythrophyllum recurvirostrum* (n=13), 17 — *Schistidium apocarpum* (n=13), 18 — *S. confertum* (n=13), 19 — *Grimmia ovalis* (n=13), 20 — *Funaria hygrometrica* (n=56), 21 — *Pohlia longicollis* (n=11), 22 — *Plagiobryum demissum* (n=10), 23 — *Bryum pallens* (n=20), 24 — *Plagiopus oederi* (n=7), 25 — *Meesia uliginosa* (n=14), 26 — *Leskea polycarpa* (n=11), 27 — *Drepanocladus uncinatus* (n=11), 28 — *Hypnum lindbergii* (n=11), 29 — *Ctenidium molluscum* (n=8).

1965; Smith, Newton, 1966, 1968; Ramsay, 1968; Лазаренко и др., 1971; Bryan, 1973; Данилків, Висоцька, 1975). Такая [вариабельность] числа хромосом, возможно, находится в связи со значительной полиморфностью фенотипических признаков вида.

Из рода *Encalypta* Hedw. (*Encalyptaceae*) исследовано два вида, и оба найдены в моноплоидной форме. В то время как у *E. ciliata* полиплоидные расы не обнаружены, *E. vulgaris* составлен комплексом полиплоидных рас, из которых моноплоидная (n=13), кроме Алтая, известна еще из США и Украинской ССР (Steere et al., 1954; Khanna, 1967; Висоцька, 1975), диплоидная (n=26) — из Украинской ССР, Армянской ССР и Великобритании (Висоцкая, 1967; Smith, Newton, 1968; Лазаренко и др., 1971) и триплоидная (n=39) — из Таджикской ССР (Лазаренко и др., 1971). Небольшое число исследованных образцов, однако, не позволяет судить о наличии какой-либо четкой географической или экологической дифференциации хромосомных рас у вида.

Среди исследованных представителей сем. *Pottiaceae* впервые определены числа хромосом у *Desmatodon systylius*, n=26 (см. рисунок, 11), *Tortula sinensis*, n=24 (см. рисунок, 13) и *T. norvegica*, n=12+1 (см. рисунок, 15). Поскольку

для *T. norvegica* исследован только один образец, нельзя с уверенностью заключить, является ли наименьший бивалент добавочной хромосомой, каковой мы его принимаем, или он входит в число основного набора, ибо для видов диплоидного уровня в роде известны два числа: $n=12$ и $n=13$. Исходя из имеющихся данных, можно предположить, что образование полиплоидных рас в роде *Tortula* Hedw. происходило двумя путями, а именно: $7 \rightarrow 12 \rightarrow 24 \rightarrow 48$ и $7 \rightarrow 13 \rightarrow 26 \rightarrow 52$, хотя еще преждевременно было бы делать окончательные выводы о характере внутривидовой изменчивости кариотипов рассматриваемой таксономической группы. Несомненным является то, что в прогрессивной эволюции сем. *Pottiaceae* значительная роль принадлежит хромосомным преобразованиям кариотипов, в частности полиплоидии. Здесь, более чем в какой-либо другой группе листенных мхов, наблюдается размах значений чисел хромосом: от $n=6+1$ у *Tortula papillosa* C. Müll. (Ramsay, 1966, 1974) и $n=66$ у *Tortula muralis* Hedw. (Vaarama, 1953). Наибольшие хромосомные наборы, известные в природе у мохообразных ($n=60, 66$), обнаружены именно в этом семействе и составляют девятикратное увеличение основного числа. После находок наименьших чисел в семействе — $n=6+1$ у *Tortula papillosa* (Ramsay, 1966, 1974) и $n=7$ у *T. robusta* Hook et Grev. (Newton, 1972) — стало очевидным, что анцестральные виды сем. *Pottiaceae* имели 7-хромосомные наборы, сохранившиеся теперь лишь у отдельных представителей рода *Tortula*. Полиплоидизация анцестрального набора предковых форм с последующими анеуплоидными перестройками привела к образованию стабильного 13-хромосомного набора, ставшего основным при формировании ныне существующих родов как в сем. *Pottiaceae*, так и во всем порядке *Pottiales*. Представители же таких родов, как *Desmatodon* Brid., *Acaulon* C. Müll., *Phascum* Hedw., *Pterygoneurum* Jur. и *Stegonia* Vent., распространены исключительно в ди- ($n=26$) и тетраплоидной ($n=52$) формах, что позволяет предположить для них полиплоидный генезис.

У алтайского образца *Funaria hygrometrica* (*Funariaceae*; см. рисунок, 20) обнаружена октоплоидная раса, редко встречающаяся у этого вида. *F. hygrometrica*, имеющий по крайней мере три полиплоидные расы ($n=14, 28, 56$), во всех исследованных пунктах северного полушария наиболее широко распространен в диплоидной форме ($n=28$). В СССР тетраплоидная раса этого вида была обнаружена пока только в Таджикской ССР на Дарвазском хребте (Лазаренко и др., 1968). При исследовании таджикского образца отмечено много спорочитов со вторичными ассоциациями бивалентов (до 80—95% на коробочку), что указывает на низкую жизнеспособность растений; у алтайских растений их было меньше (35—50% на коробочку).

Установленное у алтайского образца *Plagiopus oederi* (*Bartramiaceae*) число хромосом $n=7$ (см. рисунок 24) отличается от указанного нами ранее ($n=8$) для карпатского образца (Висоцька, 1979). Такие же расхождения в показаниях чисел хромосом для вида обнаруживаются в работах других исследователей ($n=7$ — Ireland, 1963; Khanna, 1967; Smith, Newton, 1968; $n=8$ — Bryan, 1973). Дальнейшее изучение поможет установить как точное значение числа хромосом, так и характер возможной внутривидовой дифференциации у видов рода *Plagiopus* Brid.

В заключение выражаю искреннюю благодарность Е. Н. Лесняк за помощь в проведении исследования.

ЛИТЕРАТУРА

- Бардунов Л. В. (1969). Определитель листостебельных мхов Центральной Сибири. Л., Наука. — Бачурин Г. Ф., Солонина О. Ф. (1972). До кариологічного вивчення мохів СРСР (хромосомні числа деяких видів мохів з Тюменського Приполяр'я). Укр. бот. ж., 29, 3. — Висоцька Е. Й. (1967). Обзор хромосомных чисел листенных мхов УССР. Цитол. и генет., 1, 4. — Висоцька О. І. (1970). Хромосомні числа листяних мохів Кавказу. Укр. бот. ж., 27, 2. — Висоцька О. І. (1972). Нові дані про хромосомні числа у листяних мохів України. Укр. бот. ж., 29, 1. — Висоцька О. І. (1975). Нові дані про числа хромосом *Bryopsida* України. Укр. бот. ж., 32, 4. — Висоцька О. І. (1979). Числа хромосом листяних мохів Українських Карпат. Укр. бот. ж., 36, 3. — Висоцька О. І., Данилків І. С. (1973). Хромосоми деяких видів листяних мохів Литви. Укр. бот. ж., 30, 3. — Висоцька Е. Й., Фетисова Л. Н. (1969). Числа хромосом листенных мхов Латвии. Цитол. и генет., 3, 5. — Данилків І. С. (1976). Нові дані про хромосомні числа листяних мохів Литви. Укр. бот. ж., 33, 5. — Данилків І. С. (1978). Матеріали до пізнання хромосомних чисел листяних мохів Прибалтики.

Укр. бот. ж., 35, 3. — Данилків І. С., Висоцька О. І. (1975). Хромосомні числа листяних мохів Литви. Укр. бот. ж., 32, 2. — Лазаренко А. С. (1967). Полиплоидия в эволюции листовых мхов. Цитол. и генет., 1, 2. — Лазаренко А. С., Висоцька О. І. (1964). Числа хромосом для деяких видів листяних мохів з України. ДАН УРСР, сер. Б, 4. — Лазаренко А. С., Висоцька Е. І. (1965). Матеріали к познанню чисел хромосом у листовних мхов України. В кн.: Цитология и генетика. Киев, Наукова думка. — Лазаренко А. С., Висоцька О. І., Лесняк Е. М. (1967). Числа хромосом листяних мохів чорноморського узбережжя Кавказу. ДАН УРСР, сер. Б, 1. — Лазаренко А. С., Висоцька Е. І., Лесняк Е. Н. (1969). Хромосомные числа листовных мхов западного Закавказья. Цитол. и генет., 3, 2. — Лазаренко А. С., Висоцька Е. І., Лесняк Е. Н. (1971). Атлас хромосом листовных мхов СССР. Киев, Наукова думка. — Лазаренко А. С., Висоцька Е. І., Лесняк Е. Н., Маматкулов У. К. (1968). Исследование хромосомных чисел у листовных мхов Таджикистана. Бюл. МОИП, отд. биол., 73, 2. — Лазаренко А. С., Висоцька Е. І., Лесняк Е. Н., Маматкулов У. К. (1970). Исследование хромосомных чисел листовных мхов Таджикистана. Сообщ. 2. Бюл. МОИП, отд. биол., 75, 3. — Лазаренко А. С., Лесняк Е. М. (1966). Хромосомні числа у мохів з Казахстану і Таджикистану. ДАН УРСР, сер. Б, 3. — Маматкулов У. К. (1969). Хромосомні числа некоторых видов листовных мхов Памиро-Алая. ДАН ТаджССР, 12, 2. — Маматкулов У. К. (1971). Кариосистематическое исследование бриофлоры Таджикистана. Изв. АН ТаджССР, отд. биол. н., 4. — Маматкулов У. К. (1972). Листовные мхи Таджикской ССР. Изв. АН ТаджССР, отд. биол. н., 4. — Маматкулов У. К. (1974). Хромосомные числа некоторых эндемичных видов бриофлоры Средней Азии. В кн.: Материалы юбил. респ. конф. по микробиологии, альгологии и микологии, посвященной 50-летию компартии Узбекистана. Ташкент, Фан. — Савич-Любичка Л. И., Смирнова З. Н. (1970). Определитель листостебельных мхов СССР. Верхояльские мхи. Л., Наука. — Фетисова Л. Н., Висоцька Е. І. (1970). Числа хромосом листовных мхов Эстонии. Бот. ж., 55, 8. — Al-Aish M., Anderson L. E. (1960). Chromosome numbers of some mosses from Quebec. Canad. J. Bot., 38. — Al-Aish M., Anderson L. E. (1961). Chromosome studies on some mosses of the Southeastern United States. Bryologist, 64, 4. — Anderson L. E., Bryan V. (1958). Chromosome numbers in mosses of Eastern North America. J. Elisha Mitchell Sc. Soc., 74, 2. — Anderson L. E., Crum H. (1958). Cytotaxonomic studies on mosses of the Canadian Rocky Mountains. Contr. Bot. Canad. Dept. North. Aff. Nat. Ressources. Bul., 160. — Briggs D. (1965). Experimental taxonomy of some British species of the genus *Dicranum*. New Phytologist, 64, 3. — Bryan V. (1957). Cytotaxonomic studies in the *Ephemeraceae* and *Funariaceae*. Bryologist, 60, 2. — Bryan V. (1973). Chromosome studies on mosses from Austria, Czechoslovakia and other parts of Central Europe. Öster. Bot. Zeitschr., 121, 3—4. — Györfy V. (1964). Chromosome studies on Hungarian mosses. Acta Biol. Hung., Supl., 3. — Holmen K. (1958). Cytotaxonomical studies in some Danish mosses. Bot. Tidsskr., 54. — Ireland R. R. (1963). Chromosome studies on mosses from the state of Washington. Bryologist, 66, 1. — Ireland R. R. (1967). Chromosome studies on mosses from the state of Washington. Bryologist, 70, 3. — Khamna K. (1960). Cytological studies in some Himalayan mosses. Caryologia, 13, 3. — Khamna K. (1967). A cytological investigation of the mosses of the Rocky Mountains. Univ. Colorado Stud., ser. B, 26. — Messmer L., Lersten N. (1968). Chromosome studies of ten species of mosses from Iowa. Bryologist, 31, 4. — Newton M. (1968). Cytotaxonomy of *Tortula muralis* Hedw. in Britain. Trans. Brit. Bryol. Soc., 5, 3. — Newton M. (1974). Chromosome studies in some British and Irish bryophytes. Trans. Brit. Bryol. Soc., 6, 2. — Newton M. (1972). Chromosome studies in some South Georgian bryophytes. Brit. Antarct. Surv. Bul., 30. — Ramsay H. (1966). Cytological studies of Australian mosses. Ph. D. Thesis Univ. of Sydney. — Ramsay H. (1968). Cytological studies on some mosses from the British Isles. Bot. J. Linn. Soc., 62. — Ramsay H. (1974). Cytological studies of Australian mosses. Austral. J. Bot., 22. — Sannomiya M. (1958). Chromosome studies of mosses. III. J. Hattori Bot. Lab., 19. — Smith A., Newton M. (1966). Chromosome studies on some British and Irish mosses. I. Trans. Brit. Bryol. Soc., 5, 1. — Smith A., Newton M. (1967). Chromosome studies on some British and Irish mosses. II. Trans. Brit. Bryol. Soc., 5, 2. — Smith A., Newton M. (1968). Chromosome studies on some British and Irish mosses. III. Trans. Brit. Bryol. Soc., 5, 3. — Steere W. (1954). Chromosome numbers and behavior of Arctic mosses. Bot. Gaz., 116, 2. — Steere W., Anderson L., Bryan V. (1954). Chromosome studies on Californian mosses. Mem. Torrey Bot. Club, 20, 4. — Vaarama A. (1950). Studies on chromosome numbers and certain meiotic features of several Finnish moss species. Bot. Not. — Vaarama A. (1953). Some chromosome numbers of Californian and Finnish moss species. Bryologist, 56, 3. — Vaarama A. (1955). On the characteristics of the spontaneous bivalent race of *Funaria hygrometrica*. Arch. Soc. Zool. Bot. Fenn., Vanamo, 9. — Vaarama A. (1956). A contribution to the cytology of some mosses of the British Isles. Irish Natur. J., 12. — Wettstein F., von. (1923). Kreuzungsversuche mit multiploiden Moosrasen. Biol. Zentralbl., 43. — Yano K. (1951). On the chromosome in some mosses. I. Bot. Mag. Tokyo, 64. — Yano K. (1953). On the chromosomes in some mosses. III. Bot. Mag. Tokyo, 66. — Yano K. (1957). Cytological studies on Japanese mosses. II. *Hypnobryales*. Mem. Takada Branch, Niigata Univ., 1.

Г. А. Комар

О ТИПЕ СЕМЯПОЧКИ НЕКОТОРЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ ПОДСЕМЕЙСТВА *ASPHODELOIDEAE* (*LILIACEAE*)

G. A. K O M A R. ON THE TYPE OF THE OVULE IN SOME REPRESENTATIVES OF THE SUBFAMILY
ASPHODELOIDEAE (*LILIACEAE*)

Для подсемейства *Asphodeloideae* характерно большое разнообразие типов семязпочки. Из исследованных 17 видов трех триб подсем. *Asphodeloideae* наиболее часто встречающимся оказался гемитропный тип семязпочки (у 14 видов). У другой части исследованных видов обнаружены анатропный и атропный типы. Семязпочки исследованных видов имеют четкие границы интегументов и нуцеллуса. Признаки срастания отсутствуют. Исключением являющиеся виды рода *Hemerocallis*, имеющие явные признаки редукции и срастания внутреннего интегумента и нуцеллуса.

Как известно, сем. *Liliaceae* является основным и в то же время самым примитивным в порядке *Liliales* и отличается большим разнообразием признаков репродуктивной сферы. Гинецей синкарпный до почти апокарпного, обычно состоит из 3 плодолистиков, но иногда из 4, завязь верхняя, но иногда полунижняя и т. д. Тип семязпочки тоже варьирует. Наиболее типичные для семейства анатропные красинуцеллятные семязпочки, но для некоторых родов семейства лилейных характерны атропные, гемитропные и кампилотропные семязпочки как красинуцеллятные, так и tenuinuцеллятные (Stenar, 1928; Prosina, 1930; Joshi, 1937; Schnarf, Wunderlich, 1939; Huber, 1969; Sterling, 1973a, b, 1974a, b, 1975; Петрова, 1977, и др.). Несмотря на большое число работ, посвященных репродуктивной сфере семейства лилейных, морфология семязпочек этого семейства исследована еще недостаточно. Существует много расхождений в определении типа семязпочки, ее положения в завязи, красинуцеллятности и tenuinuцеллятности и даже числа интегументов. Все эти признаки чрезвычайно важны для таксономических целей: для характеристики рода, для установления филогенетических связей, а также для морфологической интерпретации семязпочки и т. д. (Bouman, 1971; Palser, 1975). W. Philipson (1975) считает тип семязпочки важнейшим универсальным морфологическим признаком. Он отмечает, что из четырех существующих типов семязпочки — 1) двупокровная-красинуцеллятная, 2) двупокровная-tenuinuцеллятная, 3) однопокровная-красинуцеллятная, 4) однопокровная-tenuinuцеллятная — два последних являются прогрессивной линией эволюции однодольных (Philipson, 1977).

С точки зрения В. Palser (1975), у однодольных редко бывают гемитропные и амфитропные семязпочки, однако сейчас можно считать доказанным, несмотря на ряд противоречивых высказываний, что для большого рода *Allium* характерен амфитропный тип семязпочки (Hasitschka-Jenschke, 1957; Соколов, 1968a, б; Миркамов, 1971; Комар, 1978). По свидетельству ряда исследователей в подсем. *Asphodeloideae* встречаются как анатропные, так и гемитропные и кампилотропные семязпочки (Joshi, 1937; Schnarf, Wunderlich, 1939; Eunus, 1952). Но, к сожалению, и здесь очень много неясностей и противоречивых мнений. Так, Р. Maheshwari и U. Singh (1930), а также А. Eunus (1952) утверждают, что у *Asphodelus tenuifolius* анатропная семязпочка, но Н. Stenar (1928) отмечает, что в родах *Asphodelus* и *Asphodeline* семязпочки атропные. П. Магешвари (1954) дает рисунок атропной семязпочки *Asphodelus fistulosus*. Об атропности семязпочки у родов *Asphodelus* и *Aloe* — представителя того же подсем. *Asphodeloideae* — пишет Н. Huber (1969), но по другим источникам, у представителей рода *Aloe* (*A. vera*) семязпочка полуанатропная (Joshi, 1937). Не совсем ясен тип семязпочки и в роде *Eremurus* этого же подсемейства. Stenar (1928) считает, что у этого рода гемиянатропные семязпочки, М. Prosina (1930) предполагает, что у *E. spectabilis* семязпочки ортотропные (атропные) или гемиортотропные.

Нашей задачей было уточнение типов семязпочек, характеристика их строения и формирования у некоторых представителей интересного и мало исследованного подсем. *Asphodeloideae*. Мы также попытались дать краткую морфологи-

ческую характеристику завязи этого подсемейства; оно довольно обширно, включает, по «Syllabus» Энглера (Melchior, 1964), 7 триб. Из них очень древняя и самая основная триба *Asphodeleae* (Deyl, 1955). К сожалению, исследовать все подсемейство нам не удалось. Кроме недостаточного количества материала, трудность заключалась в необходимости получения очень точного срединного среза довольно хаотично расположенных в завязи семязпочек в фазе зрелого зародышевого мешка. Срезы приходилось делать под углом 30—40°, располагая завязи при этом то продольно, то поперечно.

Постоянные препараты готовили по общепринятой цитологической методике, окрашивали по методике Е. С. Аксенова (1967). Были исследованы семязпочки 16 видов из трех триб подсем. *Asphodeloideae*: *Asphodeline lutea*, *A. taurica*, *Eremurus tauricus*, *E. robustus*, *E. himalaicus*, *Bulbine aloides* (триба *Asphodeleae*); *Aloe commutata*, *A. delatetii*, *A. grandidentata*, *A. macrocarpa*, *Kniphofia uvaria*, *Kniphofia* sp., *Gasteria carinata*, *G. decipiens* (триба *Aloae*); *Hosta sieboldiana*, *Hemerocallis middendorffii* (триба *Hemerocalleae*).

Триба *Asphodeleae*

Asphodeline lutea. Трехгнездная синкарпная завязь состоит из трех плодолистиков. Плодолистики срастаются неполностью. В местах их неполного срастания образуются так называемые двойные септальные нектарники. В завязи встречаются клетки с рафидами. В каждом гнезде семязпочки располагаются в два ряда. К каждой семязпочке подходит плацентарный тяж. Кроме того, каждый плодолистик имеет большой дорсальный проводящий пучок. Уже на стадии 4-ядерного зародышевого мешка семязпочка *A. lutea* почти полностью сформирована, гемитропная; красинуцеллятная, с двумя интегументами, еще не закончившими свое формирование, с большим плацентарным obturatorом и начинающим развиваться ариллуcom (рис. 1, А — см. вклейку). Хорошо выражен проводящий тяж семязпочки, достигающий халазы. В дальнейшем по мере развития семязпочки и до состояния семени тип семязпочки не изменяется (рис. 1, Б): она остается гемитропной. Проводящий тяж располагается перпендикулярно по отношению к главной продольной оси семязпочки. Внутренний интегумент зрелой семязпочки вытянут и сильно выступает за пределы наружного интегумента. Obturator разрастается, удлиняется и достигает микропиле, сильно разрастается и ариллус. Оболочки клеток гипостазы семязпочки одревесневают. В области микропиле внутренний интегумент многослойный, вокруг зародышевого мешка, как обычно для лилейных, 2-слойный. Наружный интегумент состоит из 3—4 слоев клеток, нуцеллус — из 7—8 слоев клеток со стороны антиподального конца зародышевого мешка, но в районе яйцеклетки сохраняется только один слой (эпидерма) нуцеллуса. Интегумент и нуцеллус не срастаются и четко отделены друг от друга. Менее четко выражена граница между наружным интегументом и семязпочкой.

Asphodeline taurica. Трехгнездная синкарпная завязь, состоящая из трех плодолистиков. Каждый плодолистик имеет три проводящих пучка. Так же, как у *A. lutea*, у этого вида семязпочки располагаются в два ряда, в завязи имеются двойные септальные нектарники и сходно идет развитие интегументов, obturatorа и ариллуса семязпочки. Интегументы и нуцеллус не срастаются и четко отделены друг от друга. Наружный интегумент 4—5-слойный, внутренний — 2-слойный, у микропиле — 3-слойный. Нуцеллус состоит из нескольких слоев (до 8 в антиподальном конце, 3—4 по бокам зародышевого мешка). Клетки эпидермы нуцеллуса выделяются более густой цитоплазмой, как и у *A. lutea*, хорошо заметна одревесневающая гипостаза. Но тип семязпочки не так ясно определен, как у *A. lutea*. По положению проводящего тяжа в семязпочке на стадии зрелого зародышевого мешка можно считать, что у *A. taurica* семязпочка атропная (рис. 2, А — см. вклейку). Но в то же время она немного повернута от своей главной оси (примерно на 30—40°) и пучок располагается несколько сбоку, что приближает семязпочку к гемитропному типу. На стадии семени, когда ариллус уже окружает всю семязпочку, она становится почти совсем гемитропной (рис. 2, Б). Таким образом, семязпочка *A. taurica* представляет как бы переходное положение между атропной и гемитропной семяз-

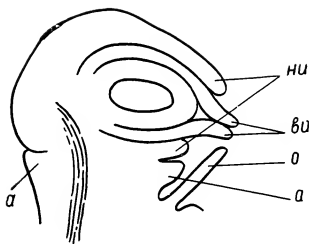


Рис. 3. Схема продольного среза семязпочки *Bulbine aloides* на стадии зрелого зародышевого мешка.

Здесь и на рис. 4—7 обозначения те же, что и на рис. 1 и 2.

почкой, но несомненно они ближе к атропному типу.

У *Bulbine aloides* трехгнездная синкарпная завязь с двумя рядами семязпочек в каждом гнезде. Семязпочки не очень многочисленные (по ~4 в гнезде).

Каждый плодолистик имеет три пучка (дорсальный и два боковых), помимо двух плацентарных пучков у каждого ряда семязпочек. В завязи много рафид. Уже на 2-ядерной стадии развития зародышевого мешка семязпочка выглядит почти вполне сформированной, она гемитропная, крассинуцеллятная с двумя интегументами, обтуратором и ариллусом, облегающим основание семязпочки. Зрелая семязпочка *B. aloides* остается гемитропной (рис. 3), ариллус увеличивается незначительно, микропиле образуется выступающим внутренним интегументом. Каждый интегумент и нуцеллус имеют четкие границы.

Eremurus himalaicus, *E. tauricus*, *E. robustus*. Семязпочки этих трех видов очень похожи, и поэтому лучше описывать их вместе. Трехгнездная завязь состоит из трех плодолистиков. Семязпочки в каждом гнезде располагаются в два ряда. Каждый плодолистик имеет большой дорсальный пучок, два боковых с анастомозами и два плацентарных пучка у каждого ряда семязпочек.

Семязпочки этих видов двупокровные, крассинуцеллятные и явно гемитропные (рис. 4, А—В — см. вклейку), имеют хорошо выраженный ариллус, наполовину охватывающий семязпочку, и плацентарный обтуратор. Микропиле образуется внутренним интегументом. Наружный интегумент 3—4—5-слойный, внутренний — 2-слойный по сторонам зародышевого мешка и 4-слойный у микропиле. У *E. tauricus* хорошо выражена гипостаза. В фазе семени семязпочка остается гемитропной. Внутренний и наружный интегументы четко отделены друг от друга. Менее четко выражены границы между внутренним интегументом и нуцеллусом. Слабо выражена граница между наружным интегументом и семязпочкой.

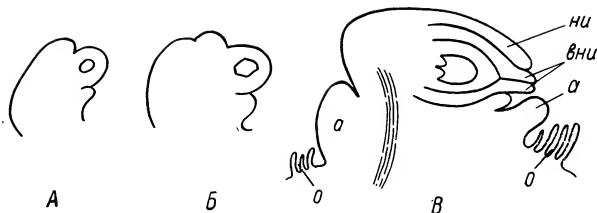
Триба *Aloae*

Kniphofia uvaria и *Kniphofia* sp. Трехгнездная синкарпная завязь состоит из трех плодолистиков, в гнезде до 12 семязпочек, располагающихся в два ряда, часто встречаются аномальные завязи с дополнительными тремя гнездами и дополнительными недоразвитыми семязпочками. Отличительной особенностью завязи у представителей рода *Kniphofia* являются сильно расширенные (как бы вздутые) перегородки гнезд. В завязи много рафид. В перегородках завязи располагаются простые септальные нектарники с хорошо выраженной секреторной тканью. Каждый плодолистик снабжен большим дорсальным пучком с двумя боковыми ответвлениями и двумя плацентарными пучками, идущими к каждому ряду семязпочек. Уже на 2-ядерной стадии зародышевого мешка семязпочки двупокровные, крассинуцеллятные, явно гемитропные, с небольшим обтуратором и ариллусом в основании. В дальнейшем интегументы удлиняются, особенно внутренний, который образует микропиле, и ариллус обрастает половину семязпочки. Обтуратор становится длинным, многоклеточным и прикрывает микропиле. Зрелая семязпочка остается гемитропной. Наружный интегумент 4—5-слойный, внутренний — 2-слойный, нуцеллус со стороны яйцеклетки однослойный, с других сторон — многослойный, у *Kniphofia* sp. заметно выделяется район гипостазы. Много отклонений в процессе мегагамето-генеза, в частности встречаются 3—5-ядерные зародышевые мешки. Основание зрелой семязпочки со стороны семязножки сильно разрастается. Ариллус, закругляясь, огибает его основание (рис. 5, А, В — см. вклейку). Границы интегументов и нуцеллуса выражены очень четко.

Gasteria carinata, *G. decipiens*. Трехгнездная синкарпная завязь состоит из трех плодолистиков. В местах неполного срастания плодолистиков образуются двойные септальные нектарники. В завязи имеются клетки с рафидами.

Рис. 6. Схемы продольных срезов семязачатков *Gasteria carinata* в развитии на стадии археспориальной клетки (А), на стадии материнской клетки мегаспора (Б), на стадии зрелого зародышевого мешка (В).

вни — внутренний интегумент.



Каждый плодолистик снабжен большим дорсальным и двумя боковыми пучками. Кроме того, в завязи имеются 6 плацентарных пучков, по два на каждый плодолистик, по одному к каждой семязпочке. Семязпочки, как обычно, располагаются в два ряда. Уже на стадии материнской клетки мегаспора семязпочка имеет гемитропное положение. На этой стадии закладываются оба интегумента (рис. 6). На стадии зрелого зародышевого мешка семязпочка остается гемитропной (рис. 6). Зрелая семязпочка *G. carinata* и *G. decipiens* двупокровная, красинуцеллятная, основание ее облекается толстым многоклеточным ариллусом. Ниже ариллуса располагается плацентарный obturator. Он состоит из железистых вытянутых клеток. Границы интегументов выражены четко. Слабее выявляется граница наружного интегумента и семязножки. Семязпочка *G. carinata* имеет подиум из одревесневающих клеток, как бы врастающих в зародышевый мешок. Наружный интегумент состоит из 4—5 слоев, внутренний — из 2, но в микропилярном районе — из 3—4 слоев. Семязпочка *G. decipiens* имеет подобное строение.

Aloe delaetii, *A. macrocarpa*, *A. grandidentata*, *A. commutata*. Трехгнездная синкарпная завязь состоит из трех плодолистиков. Каждый плодолистик снабжен, как правило, большим дорсальным пучком и двумя плацентарными пучками (с ответвлениями к каждой семязпочке). Завязи всех видов рода *Aloe* имеют более или менее выраженные двойные септальные нектарники в местах неполного срастания плодолистиков. На стадии материнской клетки мегаспора семязпочка повернута на 30—40°, интегументы уже заложились в виде небольших бугорков. В дальнейшем, на стадии 2-ядерного зародышевого мешка семязпочка поворачивается до 90° и становится гемитропной. Семязпочки перечисленных видов рода *Aloe* на стадии зрелого зародышевого мешка двупокровные, красинуцеллятные и явно гемитропные, с большим плацентарным obturatorом и ариллусом в основании. Микропиле, как обычно, образуется внутренним интегументом, состоящим из 2, в микропилярном районе — из 3—4 слоев. Наружный интегумент — 4—5-слойный (рис 7, А — см. вклейку). Границы интегументов и нуцеллуса четко выражены.

Триба *Hemerocalleae*

Hosta sieboldiana. Трехгнездная синкарпная завязь состоит из трех плодолистиков. Многочисленные семязпочки располагаются в гнездах в два ряда. Каждый плодолистик снабжен большим дорсальным пучком с боковыми анастомозами, а также двумя плацентарными пучками (ответвления к каждой семязпочке). Септальные нектарники выражены слабо. Они имеют вид маленьких узких щелевидных образований без кутикулы. Семязпочки на стадии зрелого зародышевого мешка двупокровные, красинуцеллятные и анатропные, с большим выростом в области халазы. Имеется гипостаза с хорошо выраженными толстостенными клетками. Клетки наружного интегумента 3—4-слойные, внутреннего, как обычно, — 2-слойные, но в микропилярном районе 4-слойные (рис. 7, Б). После оплодотворения семязпочка остается анатропной.

Hemerocallis middendorffii. В трехгнездной завязи семязпочки располагаются в два ряда по 6—12. Зачастую встречаются аномальные завязи с дополнительными гнездами и семязпочками (Савченко, Комар, 1965). В завязи много рафид. Каждый плодолистик снабжен одним крупным дорсальным пучком с большим числом анастомозов и двумя плацентарными пучками (с ответвлениями к каждой семязпочке). В завязи имеются узкие, разветвленные у основания септальные нектарники с хорошо выраженной эпидермальной тканью.

Семяпочки двупокровные, красинуцеллятные, анатропные, но в аномальных случаях гемитропные, с небольшим обтуратором.

Семяпочки *H. middendorffii*, как и *H. lilio-asphodelus* (= *H. flava*), имеют массивный нуцеллус и наружный интегумент, состоящий из 10—12 рядов клеток, внутренний же интегумент сильно редуцирован (по сторонам зародышевого мешка до одного слоя) (Савченко, Комар, 1965). Граница внутреннего интегумента, нуцеллуса и семяножки почти не заметна. Эпидерма внутреннего интегумента состоит из крупных удлинённых богатых цитоплазмой клеток и похожа на интегументальный тапетум. Подобное строение имеют и семяпочки *H. minor*.

Исходя из вышесказанного и литературных данных, можно заключить, что подсем. *Asphodeloideae* характеризуется несколькими типами семяпочек. В частности, для видов трибы *Asphodeleae* (*Asphodeline lutea*, *Bulbine aloides*, *Eremurus himalaicus*, *E. tauricus*, *E. robustus*), трибы *Aloee* (*Kniphofia uvaria*, *Gasteria carinata*, *G. decipiens*, *Aloe delaetii*, *A. macrocarpa*, *A. grandidentata*, *A. commutata*) характерна гемитропная семяпочка, которую Palser (1975) считает редкой для однодольных. И лишь у *Asphodeline taurica* наблюдается атропная семяпочка. У представителей трибы *Hemerocalleae* (*Hosta sieboldiana*) наблюдается анатропная семяпочка в противовес сложившимся представлениям об ее атропности. Анатропные же семяпочки наблюдаются у *Anthericum ramosum* (Strasburger, 1879), у *Chlorophytum sternbergianum*, *Echendia terniflora* и *Bowieae volubilis* (по данным Schnarf, Wunderlich, 1939). Предполагается также наличие анатропной семяпочки у рода *Stypandra* (триба *Dianella*) (Cave, 1975), но по рисунку, приводимому автором, семяпочка выглядит кампилотропной (стадия после оплодотворения). Это, возможно, связано с тем, что, как отмечает Huber (1969), анатропные семяпочки лилейных имеют тенденцию после оплодотворения изгибаться, принимая вид кампилотропных. В подсем. *Asphodeloideae* кампилотропные семяпочки наблюдаются у *Dianella tasmanica*, *Arthropodium cirrhatum* и *Lomandra rigida*, хотя по рисунку, приводимому в работе Schnarf, Wunderlich (1939), семяпочка у *Arthropodium cirrhatum* более всего похожа на амфитропную.

Тип семяпочки у рода *Asphodelus* остается не совсем ясным. На рисунках в работе Maheshwari и Singh (1930) у *A. tenuifolius* не отмечено положения проводящего тяжа, поэтому можно говорить как об анатропности, так и о гемитропности. Но совершенно ясно, что не может быть и речи об атропности. Eupus (1952) дает схематический рисунок, заставляющий предполагать, что семяпочка *A. tenuifolius* все же не анатропная, а гемитропная. Нам также не удалось получить убедительный материал, подтверждающий анатропность или гемитропность семяпочки у этого вида. Конечно, нужны дополнительные исследования для точного установления типа семяпочки у представителей рода *Asphodelus*.

В целом же в подсем. *Asphodeloideae* определено встречаются следующие типы семяпочек: атропный, гемитропный, анатропный (два последних типа встречаются наиболее часто) и, возможно, кампилотропный и изредка амфитропный. Частая встречаемость в этом подсемействе гемитропных и анатропных, а также кампилотропных семяпочек говорит о том, что представителям этого подсемейства свойственны продвинутые признаки. В то же время наличие четких границ интегументов и нуцеллуса и отсутствие их срастания у семяпочек исследованных видов свидетельствуют об их примитивности. Особняком стоит род *Hemerocallis*. Как отмечалось выше, у *Hemerocallis middendorffii*, *H. lilio-asphodelus* и *H. minor* наблюдаются явные признаки редукции и срастания внутреннего интегумента и нуцеллуса.

Для исследованных представителей подсем. *Asphodeloideae* характерны неполное срастание плодолистиков (примитивный признак) и наличие в местах этого неполного срастания септальных нектарников, в основном двойных (у родов *Asphodeline*, *Gasteria*, *Aloe*), редко простых (у *Kniphofia*) или разветвленных (*Hemerocallis middendorffii*, *H. minor*). Но здесь надо отметить, что у рода *Eremurus*, видимо, происходит более полное срастание плодолистиков и поэтому реже встречаются септальные нектарники. Слабо выраженные двойные септальные нектарники мы видим лишь у *E. tauricus*. У *Bulbine aloides* мы совсем не обнаружили септальных нектарников, срастание плодолистиков было еще более полным.

Аксенов Е. С. (1967). Новый метод окрашивания растительных тканей для приготовления постоянных анатомических препаратов. Научн. докл. высш. школы, Биол. науки, 11. — Комар Г. А. (1978). Ариллусы и ариллусоподобные образования у некоторых *Liliales*. Бот. ж., 63, 7. — Магешвари П. (1954). Эмбриология покрытосеменных. М., ИЛ. — Миркамилов М. А. (1971). Цитоэмбриология видов рода *Allium* L. (секция *Molium* Don). Автореф. канд. дис. Ташкент. — Петрова Г. Ф. (1977). Цитоэмбриология лилейных. Подсемейство *Lilioideae*. М., Наука. — Савченко М. И., Комар Г. А. (1965). Морфология семян некоторых однодольных. В кн.: Морфология цветка и репродуктивный процесс у покрытосеменных растений. М.; Л., Наука. — Соколов И. Д. (1968a). Развитие семяпочки репчатого лука (*Allium cepa* L.). Изв. АН ТССР, сер. биол. науки, 4. — Соколов И. Д. (1968b). Цитоэмбриологическое исследование культурных видов лука (*Allium cepa* L., *A. porrum* L. и *A. fistulosum* L.). Автореф. канд. дис. Л. — Bouman F. (1971). The application of tegumentary studies to taxonomic and phylogenetic problems. Ber. Deutsch. Bot. Ges., 84, 3—4. — Cave M. S. (1975). Embryological studies in *Stypandra* (*Liliaceae*). Phytomorphology, 25, 1. — Deyl M. (1955). The evolution of the plants and the taxonomy of monocotyledons. Sborn. Nár. Mus. Praha (Acta Mus. Nat. Prag.), XI (B), 6, Bot., 3. — Eunus A. M. (1952). Contribution to the embryology of *Liliaceae*. III. Embryogeny and development of the seed of *Asphodelus tenuifolius* Gav. Lloydia, 15, 3. — Hasitschka-Jenschke G. (1957). Die Entwicklung der Samenanlage von *Allium ursinum* mit besonderer Berücksichtigung der endopolyploiden Kerne in Synergiden und Antipoden. Österr. Bot. Zeitschr., 104, 1—2. — Huber H. (1969). Die Samenmerkmale und Verwandtschafts-Verhältnisse der Liliifloren. Mitteil. Bot. Staats-samml., München, 8. — Joshi A. C. (1937). Megasporogenesis in *Aloe vera* L. J. Ind. Bot. Soc., 16, 5. — Maheshwari P. L., Singh U. B. (1930). The development of the female gametophyte of *Asphodelus tenuifolius*. J. Ind. Bot. Soc., 9. — Melchior H. (1964). Engler's Syllabus. Der. Pflanzfamilien, 2. — Palser B. F. (1975). The bases of angiosperm phylogeny: embryology. Ann. Missouri Bot. Gard., 62, 3. — Philipson W. R. (1975). Evolutionary lines within the Dicotyledons. New Zealand J. Bot., 13, 1. — Philipson W. R. (1977). Ovular morphology and the classifications of Dicotyledons. Plant. Syst. and Evol. Suppl., 1. — Prosin M. (1930). Embryologische Untersuchungen an *Eremurus spectabilis* M. B. var. *regeli*. Planta, 9. — Schnarf K., Wunderlich R. (1939). Zur vergleichenden Embryologie der *Liliaceae*—*Asphodeloideae*. Flora, 33. — Stenar H. (1928). Zur Embryologie der Asphodeline-Gruppe. Ein Beitrag zur systematischen Stellung der Gattungen *Bulbine* und *Paradisae*. Svensk Bot. Tidskr., 22, 1—2. — Sterling C. (1973a). Comparative morphology of the carpel in the *Liliaceae*: *Colchiceae* (*Androcymbium*). Bot. J. Linn. Soc., 67, 2. — Sterling C. (1973b). Comparative morphology of the carpel in the *Liliaceae*: *Wurmbeae*. Bot. J. Linn. Soc., 66, 1. — Sterling C. (1974a). Comparative morphology of the carpel in the *Liliaceae*: *Baeometra*, *Burchardia*, *Walleria*. Bot. J. Linn. Soc., 68, 2. — Sterling C. (1974b). Comparative morphology of the carpel in the *Liliaceae*: *Iphigenieae*. Bot. J. Linn. Soc., 68, 4. — Sterling C. (1975). Comparative morphology of the carpel in the *Liliaceae*: *Glorioseae*. Bot. J. Linn. Soc., 70, 4. — Strasburger E. (1879). Die Angiospermen und die Gymnospermen. Jena.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 8 XII 1980.

УДК 581.4 : 581.331.2 : 582.795

Т. И. Казарцева

ИСКОПАЕМАЯ И СОВРЕМЕННАЯ ПЫЛЬЦА ТРЕХ ВИДОВ РОДА *TILIA* (*TILIACEAE*)

T. I. KASARTSEVA. FOSSIL AND RECENT POLLEN OF THE THREE SPECIES OF *TILIA* (*TILIACEAE*)

На основании проведенных исследований, а также опубликованных отечественных и зарубежных работ автор обобщила морфологические признаки пыльцы трех видов лип — *Tilia tomentosa*, *T. cordifolia* (*T. platyphyllos*), *T. cordata*, ныне произрастающих в пределах Русской равнины. Работа выполнена с целью идентификации видов ископаемой пыльцы рода *Tilia* в отложениях плейстоцена и голоцена.

При изучении межледниковых неморальных флор большое значение имеет определение пыльцы отдельных ее представителей до вида. Однако до настоящего времени идентификация видов ископаемой пыльцы из отложений плейстоцена является для палинологов, пожалуй, одной из самых сложных.

На территории Русской равнины наиболее широкое распространение имеет один вид липы — *Tilia cordata* Mill., северная граница ареала которого доходит до 62°—63° с.ш., а южная уходит за пределы СССР. И только на юге Украины и Молдавии, помимо *T. cordata*, произрастают еще два вида — *T. tomentosa* Moench и *T. cordifolia* Bess. (*T. platyphyllos* Scop.) (Васильев, 1958).

Согласно В. П. Малееву (1949), все эти виды, особенно *T. cordata*, обладают изменчивостью, которая выражается в наличии различных форм в пределах ареала вида. По И. И. Спрыгину (1936) и Ю. Д. Клеопову (1941), вполне вероятно наличие особой расы *T. cordata* на Южном Урале и Средне-Волжской возвышенности. Не исключено, что *T. cordata* могла здесь в изолированном рефугиуме пережить ледниковый период. Этому предположению не противоречат палинологические данные. Изменчивость современной пыльцы *T. cordata* отметила Л. А. Куприянова (1978). Согласно R. Andrew (1971), пыльца типичной *T. cordata* имеет очень мелкие элементы скульптуры. Как показали наши исследования, пыльца западноевропейских и южноуральских экземпляров *T. cordata* имеет более мелкую скульптуру по сравнению с пыльцой экземпляров из Прибалтики и северо-западных районов Русской равнины (Ленинградская и Вологодская области). Современная пыльца одного вида липы из различных мест обитания действительно изменчива. Варьируют размеры, очертания апертур, толщина экзины. Однако эти небольшие изменения, как правило, не выходят за рамки имеющихся морфологических признаков, характерных для данного вида.

Сведения о морфологии пыльцы указанных трех видов рода *Tilia* L. имеются в ряде работ (Кузнецов, 1910; Андреев, 1925—1926; Trela, 1928; Potonie, 1934; Godwin, 1934; Erdtman, 1943, 1956; Erdtman et al., 1961, 1963; Гладкова, 1950; Губонина, 1952; Куприянова, 1956; Praglowski, 1962; Chambers, Godwin, 1961, 1971; Andrew, 1971; Stockmarr, 1974; Сурова, 1975; Куприянова, 1978). Л. А. Куприянова (1956) особое внимание уделила вопросу строения экзины пыльцы *T. cordata*.

В последние годы развитие электронной микроскопии за рубежом и у нас в стране значительно обогатило наши представления о строении спородермы пыльцы рода *Tilia*. Впервые микрографии поверхности и ультратонких срезов спородермы пыльцы *T. cordifolia* и *T. cordata* получили английские исследователи Т. Chambers и Н. Godwin (1961, 1971). Несколько позднее датчанин J. Stockmarr (1974) опубликовал более детальные микрографии дистальной и проксимальной сторон спородермы пыльцы этих же двух видов лип, полученные на СЭМ. Согласно J. Stockmarr, пыльца рода *Tilia* гетерополярная. Проксимальная ее сторона отличается от дистальной наличием трех гладких рубчиков, которыми зерно соприкасается с тремя другими зернами в тетраде. Т. Г. Сурова (1975) изучала с помощью СЭМ пыльцу *T. tomentosa*, *T. cordifolia* и *T. cordata*. Полученные ею микрографии сопровождаются краткими описаниями.

В помощь палинологам-практикам предлагается ключ детальных диагностических признаков пыльцы трех современных видов рода *Tilia*, произрастающих на территории Русской равнины.

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ПЫЛЬЦЕВЫХ ЗЕРЕН ТРЕХ ВИДОВ РОДА *TILIA*

1. Пыльцевые зерна мелкие, с экваториальным диаметром 36.0—39.0 (44) мкм. Оры мелкие, размером 4.4—3.3×3.8—5.0 (7.0) мкм, овальные, вытянутые в меридиональном направлении или ромбовидные; толщина экзины на мезокольпумах 1.4—1.9 (2.4), около ор — 3 мкм; скульптурные элементы мелкие, диаметром 0.2—0.5 (1.0) мкм *T. cordata*
- + Признаки иные.
2. Пыльцевые зерна крупные, с экваториальным диаметром (31) 42—45 (52) мкм. Оры крупные, от округлых, диаметром 7.5 мкм, до широкоовальных размером 7.5×4.5; со скульптурированным нечетким, как бы бахромчатым краем. Борозды чаще всего не заходят за края ор; толщина экзины на мезокольпумах 1.7—2.2, около ор — до 5 мкм; диаметр воронкообразных углублений в среднем 0.5—0.7 (1.0) мкм *T. tomentosa*

+ Оры мелкие, размером 4.5×5.0 мкм, с хорошо выступающими за края бороздами (на $2.0-3.0$ мкм). Экзина на мезокольпимах до $2.2-2.7$, в области ор — до 6.5 мкм. Диаметр воронкообразных углублений $0.45-1.0$ (1.5) мкм *T. cordifolia*

Tilia tomentosa липа пушистая (рис. 1, 1; 2, 1—4 — см. вклейку¹)

Пыльцевые зерна меридионально-трехборозднооровые (короткобороздные), сильно сплюснутые (Erdtman, 1946), гетерополярные (Stockmarr, 1974). В очертании с полюса округло-треугольные или округлые, с экватора узкоэллиптические. Полярная ось P $16-18$ (25) мкм, экваториальный диаметр E (31) $42-45$ (52) мкм, $P/E=0.3-0.5$ (0.7). Борозды меридиональные, короткие, длиной $8-12$, шириной $1.0-2.8$ мкм, с неровными краями, заканчиваются клиновидно (рис. 1, 1). Борозды чаще не выступают за края оры, реже выступают не более чем на 1.5 мкм. Ора от округлой до широкоовальной, размером 7.5×4.5 мкм, до почти округлой, размером 7.5 мкм. Края оры нечеткие, бахромчатые и скульптурированные. Коэффициент погружения оры, рассчитанный по методике З. П. Губониной (1952), колеблется в пределах $0.25-0.4$. Экзина на мезопориумах толщиной $1.7-2.2$ мкм, в области апертуры слегка приподнимается и заметно утолщается (до 5 мкм). Сэкзина текстатная, на мезопориумах и у апертур одинаковой толщины, $0.9-1.3$ мкм, слегка толще или равна нэкзине. Столбиковый слой и тегиллум отчетливые. Столбиковый слой заметно толще тегиллума. Нэкзина на мезопориумах толщиной $0.7-1.0$ мкм, в области апертуры резко утолщается до 4 мкм, имея ламеллярное строение. Скульптура перфорированно-покровная, при исследовании на световом микроскопе сетчато-ямчатая. Поверхность тегиллума покрыта многочисленными воронкообразными углублениями различных размеров, глубины и очертаний (от округлых до многоугольных). При высоком положении тубуса микроскопа мы видим воронкообразные углубления вместе со стенками воронок диаметром в среднем $0.5-0.7$ (1.0) мкм. При низком положении тубуса мы видим каналы воронкообразных углублений диаметром до 0.2 мкм. В центре апокольпиума в дистальной стороне пыльцевого зерна на 10 мкм длины приходится $8-9$ скульптурных элементов при высоком и $10-12$ при низком положениях тубуса микроскопа.

Общее распространение. Средняя Европа (Венгрия, Румыния), Балканский полуостров и Малая Азия (Балканский полуостров, западная часть северной Анатолии, хребет Аманус в северной Сирии).

Распространение в СССР. Средний Днепр (юго-западная часть), Бессарабия (средняя часть).²

Произрастает в дубовых и смешанных лесах. Является характерным представителем субсредиземноморского «иллирийского» элемента, встречается в лесах юго-запада европейской части СССР.

Исследованные образцы: Крым, Никитский ботанический сад, 1957; Молдавия, Каларашский р-н, 1966, Постолаке (LE); Краснодарский край, Адлер, совхоз «Южные культуры» (LECB).

Tilia cordifolia (*T. platyphyllos*) липа сердцелистная (рис. 1, 2; 3, 1—4 — см. вклейку)

Пыльцевые зерна меридионально-трехборозднооровые (короткобороздные), сплюснутые, гетерополярные. В очертании с полюса округло-шестиугольные или округлые, очень редко округло-треугольные, с экватора эллиптические. Полярная ось (13.5) $29-33$ мкм, экваториальный диаметр ($30-37$) $42-45$ мкм,

¹ Справа на микрофотографиях на рис. 2, 5—8 для сравнения помещены ископаемые пыльцевые зерна тех же видов липы, которые были определены и в отложениях ресс-вюрмского (микулинского) межледниковья на р. Малой Коше у с. Лошаково Калининской обл. (верховье р. Волги). Образцы из данного разреза были получены от геологов ВСЕГЕИ И. И. Краснова и Е. П. Зарриной.

² Сведения о географическом распространении изученных видов лип приведены по «Флоре СССР» (Малеев, 1949).



Рис. 1. Строение аперттуры пыльцевых зерен рода *Tilia* в полярной и экваториальной проекциях.

1 — *T. tomentosa*, 2 — *T. cordifolia* (*T. platyphyllos*), 3 — *T. cordata*; а — борозда, б — ора.

$P/E=0.5-0.7$. Борозды меридиональные, короткие, длиной 9—12 мкм, узкие, шириной 0.88—2.0 мкм, заметно выступающие (до 2—3 мкм) за края ор. Ора чаще округлая, диаметром до 5 мкм, реже слегка овальная размером 3.9—5.7 мкм, вытянутая в меридиональном направлении, глубоко погруженная по сравнению с другими видами рода *Tilia* (рис. 1, 2). Контур оры четкий, в полярной проекции имеет неправильно-треугольную форму. Коэффициент погружения камеры ор 0.5—0.8. Экзина на мезокольпимах толщиной 2.2—2.7 мкм, в области аперттуры заметно приподнимается и утолщается до 6.5 мкм

за счет нэкзины. Сэкзина тектатная, всюду одинаковой толщины (1.32—1.76), слегка толще нэкзины, а иногда равна ей. Столбиковый слой довольно широкий и отчетливый. Тегиллум значительно уже столбикового слоя. Нэкзина на мезокольпимах толщиной 0.8—1.3 мкм у края аперттуры резко утолщается до 5 мкм и подстилает ору.

Имеющиеся на поверхности тегиллума воронкообразные углубления заметно крупнее, чем у *T. tomentosa*, но в отличие от последнего они в большей степени варьируют в размерах, глубине и очертаниях. Очертания устьев воронок от четкоокруглых до угловатых. Как предполагает J. Praglowski (1962), каждая воронка находится на самой верхней части столбика, который на границе с тегиллумом расчленяется на пучок шнуровидных разветвлений. Микрографии спородермы пыльцы *T. cordifolia*, полученные Chambers и Godwin (1971), подтвердили мнение Praglowski о воронкообразном характере поверхности спородермы. Ими было выявлено также, что наряду с основными, «главными» воронками диаметром от 0.45 до 1.0 мкм имеются более мелкие — микроворонки, которые не видны при работе со световым микроскопом. Кроме того, поверхность тегиллума перфорирована микроотверстиями — каналами, расположенными как между устьями воронок, так и в стенках и на дне воронок. Воронки открываются внутрь полых столбиков, на которых лежит тегиллум. Согласно Chambers и Godwin (1961), помимо более крупных столбиков, имеются мелкие. Последние могут быть не полыми, а сплошными. Некоторые из них напоминают сталактиты или реже сталагмиты. Микрографии, полученные Stockmarr (1974), доказывают гетерополярность пыльцы рода *Tilia*, а также свидетельствуют о разном характере скульптуры дистальной и проксимальной сторон пыльцы у *T. cordifolia*.

Общее распространение. Средняя и Атлантическая Европа.

Распространение в СССР. Европейская часть: Верхний Днестр, средний Днепр (Волинь), Бессарабия; Кавказ: Северный Кавказ (?).

Произрастает в смешанных и широколиственных лесах.

Исследованные образцы: Бахмут, Каларашский р-н, 1958, Андреев; Силезия, коллектор неизвестен (LE); Заповедник «Лес на Ворскле», 1961, Сенкевич, Спиридонова (LECB).

Tilia cordata липа сердцевидная (рис. 1, 3; 4, 1—5 — см. вклейку)

Пыльцевые зерна меридионально-трехборозднооровые (короткобороздные), сплюснутые, гетерополярные. В очертании с полюса округлые, с экватора эллиптические. Полярная ось 17—27, экваториальный диаметр 36—39 (44) мкм, $P/E=0.5-0.7$.

Борозды длиной 10—12 мкм, шириной 0.5—1.7 мкм, выступают за края оры на 1.5—2.0 мкм. Оры овальные, заметно вытянутые в меридиональном направ-

лении, размером $3.3-4.4 \times 3.8-5.0$ (7.0) мкм, или ромбовидные. Коэффициент погружения ор $0.3-0.5$ (рис. 1, 3).

Апертура в полярной проекции имеет чаще U- и реже V-образную форму.

Экзина толщиной $1.4-1.9$ (2.4) мкм в области апертуры почти не приподнимается или приподнимается незначительно. Сэкзина тектатная, на мезокольпиумах и у апертур одинаковой толщины — $0.8-1.2$ мкм, заметно толще нэкзины. Столбиковый слой довольно широкий и отчетливый. Тегиллум 0.5 мкм толщиной. Нэкзина на мезокольпиумах $0.5-0.8$ мкм толщиной, в области апертур утолщается до 3 (4) мкм и подстилает ору; утолщение ламеллятное. Согласно Praglowski (1962), нэкзина вблизи апертуры утолщается на 6 ламелл. Утолщение нэкзины вблизи апертур меньше, чем у *T. platyphyllos*. Скульптура перфорированно-покровная, сетчато-ямчатая. По Praglowski, в световом микроскопе на поверхности тегиллума пыльцы *T. cordata* видны 12 воронкообразных углублений на 10 мкм длины в центре мезокольпиума и около него — 9; в центре апокольпиума, согласно R. Andrew (1971), типичной пыльце *T. cordata* свойственно 12—16 скульптурных элементов на 12 мкм. По Chambers и Godwin (1961, 1971); характер спородермы *T. cordata* аналогичен *T. cordifolia*, только воронкообразные углубления расположены более равномерно и значительно меньших размеров (насчитывается около 20 воронок на 10 мкм). По-видимому, в это число включены и те микроворонки, которые лежат за пределами видимости светового микроскопа. По Chambers и Godwin, на поверхности тегиллума пыльцы *T. cordata* между большими (главными) воронками находятся мельчайшие воронки и микроотверстия — перфорации, которые лежат за пределами видимости светового микроскопа. Перфорации наблюдаются не только между воронками на поверхности спородермы, но и на дне и в стенках микроворонок. Различие скульптуры спородермы в дистальной и проксимальной сторонах пыльцы *T. cordata* хорошо видно на микрографиях в работе Stockmarr (1974).

Как показали наши исследования, скульптурные элементы пыльцы *T. cordata* очень варьируют. Пыльца южноуральских и западноевропейских растений имеет более мелкую скульптуру. В центре апокольпиума насчитывается около 12—14 микроворонок на 10 мкм. Пыльца растений северо-западных районов Русской равнины и Прибалтики имеет более крупную скульптуру. В центре апокольпиума насчитывается 9—10 микроворонок на 10 мкм. Диаметр воронок варьирует от 0.2 до 0.5 мкм. Распределены воронки более или менее равномерно.

Общее распространение. Иран (сев.-зап. часть), Скандинавия (до $64-65^{\circ}30'$ с. ш.), Средняя и Атлантическая Европа, Средиземье (зап.), Балканский полуостров и Малая Азия.

Распространение в СССР. Европейская часть: Карело-Лапландский (южн. часть), Двинско-Печорский, Ладого-Ильменский, Верхне-Волжский, Волжско-Камский, Верхне-Днепровский, Средне-Днепровский, Волжско-Донской, Заволжский, Причерноморский (Крым), Нижне-Волжский (Урал), Бессарабский районы; Кавказ: Предкавказский, Дагестанский, Зап.- и Вост.-Закавказский районы; Зап. Сибирь: Обский (южная часть), Верхне-Тобольский районы.

Произрастает в лиственных и хвойных лесах. На севере *T. cordata* появляется в южной подзоне таежной зоны, где растет в еловых и елово-пихтовых лесах на дренированных и богатых почвах, главным образом в подлеске. Далее к югу она обычна в составе широколиственно-еловых и широколиственных, главным образом дубовых лесов. Чистые или с небольшой примесью других пород липовые леса распространены в Башкирской АССР на западных предгорьях Урала и на водоразделах западнее р. Белой, но чаще виды рода *Tilia* образуют смешанные леса с *Ulmus scabra*, *Acer platanoides*, единичными дубами. В дубово-сосновых лесах липа *T. cordata* находится во втором ярусе, тогда как первый ярус образован дубом и отчасти сосной. В Крыму и на Кавказе *T. cordata* встречается значительно реже, чем *T. caucasica* Rupr., и приурочена главным образом к верхнему лесному ярусу.

Исследованные образцы: Бывшая Вологодская губ., Кадниковский уезд, 1856, Межаков; Ю. Урал, г. Миасс, 1927, Тюлина; Урал, Кыштымский завод, 1940, Игошина; Европа, коллектор неизвестен, опр. И. В. Ва-

Основные диагностические признаки современной и ископаемой пыльцы трех видов рода *Tilia*

Признаки пыльцевых зерен	<i>T. tomentosa</i>		<i>T. cordifolia (T. platyphyllos)</i>		<i>T. cordata</i>	
	современная пыльца	ископаемая пыльца	современная пыльца	ископаемая пыльца	современная пыльца	ископаемая пыльца
	форма пыльцевых зерен					
	меридионально-трехбороздноорванная (короткобороздная), гетерополарная (Stockmarr, 1974), эллипсоидальная					
сильно сплюснутая, $P/E = 0.3-0.5$ (0.7) (Erdtman, 1946)			сплюснутая, $P/E = 0.5-0.7$ (Erdtman, 1946)			

Очертание в полярной проекции	От округлого до треугольно-округлого		От округло-шестигранного до округлого, редко округло-треугольного		Чаще округлое, реже округло-треугольное	
	Эллиптическое		Эллиптическое		Продолговато-овальная, иногда ромбовидная	
в экваториальной проекции	16-18 (25) 16-21 (25)		(13.5) 29-33		17-27	
Полярная ось, мкм	(34) 42-45 (52)		(30-37) 42-45		36-39 (44)	
Экваториальный диаметр, мкм	От округлой до овальной; края ор нечеткие, бахромчатые		Округлая; края ор четкие, ровные		30-44	
Форма ор и их размер (мкм) в экваториальном положении	7.5×7.5; 7.5×4.5 7.7×7.6; 8.8×10.0; 5.6×9.2		4.5×5.0		4.4-3.3× 4.4×6.8 или 3.5×5.3	
в экваториальном положении	0.25-0.4		0.5-0.8 (чаще 0.6)		0.3-0.5	
Коэффициент погружения ор, рассчитанный по методике Губониной (1952)	Неглубокие		Глубокие		Неглубокие	
Оры в полярном положении пыльцевых зерен	Чаще не выходят за края ор или выходят не более чем на 1-1.5 мкм, длиной 8-12, шириной 1.7-2.2 (1.1) 1.7-2.2		Заметно выходят за края ор на 2-3 мкм, длиной 9-12, шириной 0.88-2.0 мкм		Выступают за края ор на 1.5-2.0 мкм, длиной 10-12, шириной 0.5-1.7 мкм	
Борозды	5		До 6.5		1.4-1.9 (2.4)	
Толщина экзины на мезокольпумах, мкм	4-5		6-7		3	
Толщина экзины около ор, мкм	7-8		8 (6-7)		10-12 (9-10)	
Число элементов скульптуры на 10 мкм в центре апокольпума при высоком положении тубуса светового микроскопа	10-12		10-12		12-16	
Число элементов скульптуры на 10 мкм в центре апокольпума при низком положении тубуса светового микроскопа	0.5-0.7 (4.0)		0.45-1.0 (1.5)		0.2-0.5 (1.0)	
Диаметр воронкообразных углублений, мкм	0.5-0.7		0.4-1.0 (1.5)		0.2-0.5 (1.0)	

сильев; бывшая Тобольская губ., 1910, Жуковский, опр. И. В. Васильев (LE); Прибалтика, Эстония, гербарий ТГУ; заповедник «Лес на Ворскле», 1961, Сенкевич, Спиридонова; Ленинградская обл., Красная горка (LECB).

Проведенные исследования позволили составить таблицу, в которой сравниваются основные диагностические признаки пыльцы трех видов липы, произрастающих в настоящее время на территории Русской равнины. Таблица может быть использована при определениях фоссильной пыльцы липы из отложений. В ней также приведены морфологические данные по ископаемой пыльце этих трех видов лип. Ископаемые пыльцевые зерна идентичны современным, но в отличие от последних имеют более короткую полярную ось (см. таблицу, рис. 2—4).

Анализ имеющегося материала показал, что по комплексу диагностических признаков пыльца трех современных видов липы — *T. tomentosa*, *T. cordifolia*, *T. cordata*, произрастающих на территории Русской равнины, различается.

Определение фоссильной пыльцы рода *Tilia* до вида из плейстоценовых и голоценовых отложений вполне возможно, но лишь при учете всего комплекса морфологических признаков. Только после проделанной работы по морфологии современной пыльцы удастся идентифицировать пыльцу исследуемых видов липы в отложениях микулинского межледникового центральных областей Русской равнины.

Для выявления доминирующих в различные этапы плейстоцена и голоцена видов рода *Tilia* необходимы детальные сведения о морфологии пыльцевых зерен, в частности об их варьировании в различных районах Русской равнины.

Автор выражает благодарность Е. Н. Анановой за ценные консультации, оказанные в процессе работы, Л. А. Куприяновой за большую помощь в подготовке статьи к печати.

ЛИТЕРАТУРА

- Ананова Е. Н., Культина В. В. (1965). Межледниковая флора лихвинского стратотипа. В кн.: Проблемы палеогеографии. Л., ЛГУ. — Андреев В. Н. (1925—1926). Пыльца растений, собираемая пчелами. С.-х. опыт. дело, 1 (7)—2 (8). Харьков. — Васильев И. В. (1958). Семейство *Tiliaceae* Juss. — Липовые. В кн.: Деревья и кустарники СССР, 4. М.; Л., Изд. АН СССР. — Васильев И. В. (1971). Конспект рода *Tilia* L. Нов. сист. высш. раст., 1. — Гладкова А. Н. (1950). Семейство *Tiliaceae* Juss. — Липовые. В кн.: Пыльцевой анализ. М., Госгеолиздат. — Губонина З. П. (1952). Описание пыльцы видов рода *Tilia* L., произрастающих на территории СССР. Тр. Инст. географии АН СССР, 52, 7. — Клепов Ю. Д. (1941). Основные черты развития флоры широколиственных лесов европейской части СССР. Материалы по истории флоры и растительности СССР, 1. М.; Л., Изд. АН СССР. — Кузнецов А. А. (1910). Цветень как показатель растительных организмов и их сочетаний. Тр. Владимир. общ. любит. естеств., 3, 1. — Куприянова Л. А. (1956). К вопросу о строении оболочки пыльцевых зерен. Бот. ж., 41, 8. — Куприянова Л. А. (1978). Семейство *Tiliaceae* Juss. — Липовые. В кн.: Пыльца двудольных растений европейской части СССР. Л., Наука. — Малеев В. П. (1949). — Липовые — *Tiliaceae* Juss. В кн.: Флора СССР, 15. М.; Л., Изд. АН СССР. — Спрыгин И. И. (1936). О некоторых лесных реликтах Приволжской возвышенности. Учен. зап. Казанск. унив., Ботаника, 36, 6. — Сурова Т. Г. (1975). Электронномикроскопическое исследование пыльцы и спор растений. Л., Наука. — Эрдтман Г. (1956). Морфология пыльцы и систематика растений (введение в палинологию). 1. Покрытосемянные. М.; Л. — Andrew R. (1971). Exine pattern in the pollen of British species of *Tilia*. New Phytol., 70, 4. — Chambers T. C., Godwin H. (1961). The fine structure of the pollen wall of *Tilia platyphyllos*. New Phytol., 60, 3. — Chambers T. C., Godwin H. (1971). Scanning electron microscopy of *Tilia* pollen. New Phytol., 70, 4. — Erdtman G. (1943). An introduction to pollen analysis. Verdoorn, Waltham, USA, Chr. Bot. Co., XII. — Erdtman G. (1946). Pollen morphology and plant taxonomy. VII. Notes on various families. Svensk Bot. Tidskr., Bd. 40, H. 1. — Erdtman G., Berglund B., Praglow ski J. (1961, 1963). An introduction to a Scandinavian pollen flora, I. II. Stockholm. — Godwin H. (1934). Pollen analysis. An outline of the problems and potentialities of the method. New Phytol., 33. — Potonie R. (1934). Zur Mikrobotanik des eocänen Humodils des Geiseltals. Arb. Inst. Paläobot. und Petrograph. der Brenneite, 4. — Praglow ski J. (1962). Notes on the pollen morphology of Swedish trees and shrubs. Grana Palynol., 3, 2. — Stockmarr J. (1974). Scanning electron micrographs of pollen from two *Tilia* species. Danm. Geol. Ubers. Årbog. — Trela I. (1928). Zur Morphologie der Pollenkörner der einheimischen *Tilia*-Arten. Bul. Acad. Polon. Sc. Let. Cl. Sc. Nath., Ser. B.

Б. Л. Буткуте, А. В. Конарев

ИССЛЕДОВАНИЕ БЕЛКОВ СЕМЯН РОДОВ *LOLIUM* И *FESTUCA* (*POACEAE*) В СВЯЗИ С ИХ ФИЛОГЕНИЕЙ

B. L. BUTKUTE, A. V. KONAREV. STUDIES OF THE SEED PROTEINS IN THE GENERA *LOLIUM* AND *FESTUCA* (*POACEAE*) IN CONNECTION WITH THEIR PHYLOGENY

Методами иммунохимии и электрофореза исследованы спирторастворимые белки семян видов родов *Lolium* и *Festuca*. По антигенному составу и характеру электрофоретических спектров все виды рода *Festuca* разделены на две группы: виды подродов *Schedonorus*, *Drymanthele* и секций *Scariosae* и *Subbulbosae*, с одной стороны, и виды подрода *Festuca* — с другой. Виды *Lolium* оказались близкими по белкам к первой группе видов *Festuca*. Виды подрода *Festuca* на основании данных по антигенному составу белков семян разделены на две группы, что соответствует подсемиям *Intravaginales* и *Extravaginales*. Во фракции растворимых белков семян рода *Lolium* иммунохимически обнаружен белок, специфичный только для видов данного рода. Между спирторастворимыми белками родов *Lolium* и *Festuca* и белками видов триб *Triticeae*, *Bromeae*, *Aveneae*, *Maliceae* обнаружено очень малое серологическое родство.

В предыдущей работе с помощью иммунохимического метода мы осуществили дифференциацию видов рода *Lolium* L. по белкам семян на две группы (Буткуте, Конарев, 1980). Это совпало с делением рода на секции *Crepalia* (Schrank) Dumort. (самоопыляющиеся виды) и *Lolium* (перекрестноопыляющиеся виды). Были выявлены и идентифицированы антигены, характерные для каждой группы *Lolium*, а также связи по антигенному составу белков видов *Lolium* с некоторыми видами рода *Festuca* L. из подродов *Schedonorus* и *Drymanthele*. Род *Festuca* — очень обширный по числу видов. Есть данные, что представители разных подродов весьма далеки друг от друга и некоторые из них были выделены в отдельные роды (Кречетович, Бобров, 1934). В литературе мы обнаружили лишь небольшое число работ, посвященных исследованию близости видов рода *Festuca* разных подродов между собой (Jenkin, 1959; Borrill et al., 1977). Сведения о родстве видов родов *Festuca* и *Lolium* касаются лишь нескольких видов подродов *Schedonorus* и *Festuca* (Jenkin, 1959; Hertzsch, 1960; Sulimowski, 1969; Jauhar, 1975). Известно, что овсяницы подрода *Festuca* скрещиваются с плевалами гораздо труднее, чем представители подрода *Schedonorus* (*F. pratensis*, *F. arundinacea* и *F. gigantea*). В наших исследованиях также была продемонстрирована близость видов рода *Lolium* по белкам с перечисленными выше видами рода *Festuca* и, кроме того, с *F. altissima* (Буткуте, Конарев, 1980).

Основной задачей настоящего исследования было изучение белков большого числа видов *Festuca* в связи с их родством как с видами *Lolium*, так и между собой. Мы попытались также выявить связи этих двух родов с другими родами трибы *Poeae* R. Br. и представителями некоторых других триб. Как и в предыдущей работе, объектом наших исследований служили запасные белки семян, а именно их спиртовая фракция, белки которой обладают высокой видовой и генной специфичностью (Джонсон, Холл, 1969; Конарев В., 1973; Конарев А., 1974; Пенева, 1974).

В настоящем сообщении, кроме результатов иммунологического анализа, будут приведены данные по электрофорезу белков спиртовой фракции (СФ).

Материалом для проведения настоящей работы послужили образцы плевелов, овсяниц, пшениц, эгилопсов и других злаков из коллекции Всесоюзного института растениеводства (ВИР). Ряд образцов получен из Никитского ботанического сада, а также из ботанических садов и коллекций Венгрии, Франции, Великобритании, США (см. таблицу).

Для электрофоретического анализа белки извлекали из муки 5-кратным объемом 2М мочевины. Электрофорез проводили в 10%-м геле ПА (Митрофанова, 1977). Иммунохимический анализ проводили по методике, принятой в лаборатории белка и нуклеиновых кислот ВИР (Гаврилюк и др., 1973; Барисашвили и др., 1979; Буткуте, Конарев, 1980). При выполнении данной работы исполь-

№ п. п.	Откуда получен образец	Вид	2n	Наличие антигенов				
				L	L ¹	L ^c	F ^a	F ^h
Lolium L.								
1	СССР, ВИР	Lolium perenne L.	14	+	+	—	—	—
2	» »	L. perenne	28	+	+	—	—	—
3	» »	L. multiflorum Lam.	14	+	+	—	—	—
4	» »	L. multiflorum	28	+	+	—	—	—
5	» »	L. rigidum Gaud.	14	+	+	—	—	—
6	Португалия	L. loliaceum (Bory et Chaub) Hand.-Mazz.	14	+	+	—	—	—
7	США	L. persicum Boiss. et Hohen	14	+	—	+	—	—
8	СССР, ВИР	L. temulentum ssp. temulentum L.	14	+	—	+	—	—
9	» »	ssp. speciosum (Stev.) ex Bieb.) Arcang.	14	+	—	+	—	—
10	» »	L. remotum Schrank	14	+	—	+	—	—
Festuca L.								
П о д р о д Schedonorus (Beauv.) Peterm.								
11	» »	F. pratensis Huds.	14	—	—	+	—	—
12	Великобритания	F. pratensis ssp. apennina (De Not.) Hegi	28	—	+	...	+	—
13	»	F. arundinacea var. glaucescens Boiss.	28	—	+	...	...	—
14	СССР, ВИР	ssp. arundinacea	42	—	+	+	+	—
15	СССР, Никитский бот. сад	ssp. orientalis (Hack) Tzvel.	42	—	+	+	...	—
16	Великобритания	var. atlantigena St. Y.	56	—	+	...	...	—
17	СССР, ВИР	var. letourneuxiana St. Y.	70	—	+	...	...	—
18	» »	F. gigantea (L.) Vill.	42	—	+	+	+	—
П о д р о д Drymanthele Krecz. et Bobr.								
19	СССР, ВИР	F. altissima All.	42	—	+	+	+	—
20	Великобритания	F. drymeja Mert. et Koch	14	—	—	—	—	—
21	»	F. donax Lowe	14	—	—	—	—	—
Sect. Scariosae Hack.								
22	»	F. scariosa Aschers. et Graebn.	14	—	—	—	—	—
23	»	F. mairei St. Y.	28	—	...	...	...	—
Sect. Subbulbosae Nym.								
24	Великобритания	F. paniculata (L.) Schinz et Thell.	14	—	+	—	—	—
П о д р о д Leucopoa (Griseb.) Tzvel.								
25	США	F. altaica Trin.	28	—	+	—	—	—
П о д р о д Festuca								
26	США	F. varia Haenke		—	—	—	—	—
27	Великобритания	F. eskia Ram. ap. De		—	—	—	—	—
28	Франция	F. flavescens Bell.		—	—	—	—	—
29	Венгрия	F. pulchella Schrad.		—	—	—	—	—
30	СССР, ВИР	F. rubra ssp. rubra	42	—	—	—	—	+
31	» »	ssp. fallax (Thuill.) Nym.		—	—	—	—	+
32	Франция	ssp. arenaria (Osbeck) Syme	42	—	—	—	—	+
33	СССР, ВИР	var. vulgaris Gaud.		—	—	—	—	+
34	» »	F. heterophylla Lam.	28	—	—	—	—	+
35	Франция	F. dumetorum L.		—	—	—	—	+
36	СССР, ВИР	F. valesiaca Gaud.	14	—	—	—	—	—
37	Венгрия	ssp. pseudovina (Hack. ex Wiesb.) Hegi	14	—	—	—	—	—
38	СССР, ВИР	ssp. sulcata (Hack.) Schinz et R. Keller	42	—	—	—	—	—

№ п. п.	Откуда получен образец	Вид	2n	Наличие антигенов				
				L	L1	Le	Fa	Fh
39	»	<i>F. rupicola</i> Heuff.		—	—	—	—	—
40	Польша	<i>F. ovina</i> ssp. <i>alpina</i> Hack.		—	—	—	—	—
41	СССР, ВИР	ssp. <i>ovina</i>	14	—	—	—	—	—
42	Венгрия	ssp. <i>supina</i> (Schur) Schinz et R. Keller	14	—	—	—	—	—
43	Исландия	<i>F. vivipara</i> (L.) Smith		—	—	—	—	—
44	Франция	<i>F. rupicaprina</i> (Hack.) Kern		—	—	—	—	—
45	»	<i>F. indigesta</i> Boiss.		—	—	—	—	—
46	Венгрия	<i>F. cinerea</i> Vill.		—	—	—	—	—
47	Франция	<i>F. glauca</i> Lam.		—	—	—	—	—
48	СССР, ВИР	<i>F. trachyphylla</i> (Hack.) Krajina		—	—	—	—	—
49	»	<i>F. tenuifolia</i> Sibth.	14	—	—	—	—	—
50	Великобритания	<i>F. ampla</i> Hack.	28	—	—	—	—	—
51	СССР, ВИР	<i>F. amethystina</i> L.		—	—	—	—	—
52	Венгрия	<i>F. vaginata</i> Waldst. et Kit.		—	—	—	—	—
53	Великобритания	<i>F. polesica</i> Zapal.	14	—	—	—	—	—
54	Франция	<i>F. pallens</i> ssp. <i>pallens</i>	14, 28	—	—	—	—	—
55	СССР, ВИР	ssp. <i>psamophylla</i> (Hack. ex Celak.) Tzvel.		—	—	—	—	—
56	США	<i>F. idahoensis</i>		—	—	—	—	—
57	Венгрия	<i>F. tatrae</i>		—	—	—	—	—
58	»	<i>F. filiformis</i>		—	—	—	—	+
Представители родов <i>Nardurus</i> (Bluff, Nees et Schauer) Godr., <i>Vulpia</i> C. G. Gmel., <i>Poa</i> L., <i>Dactylis</i> L., <i>Cynosurus</i> L., <i>Bromus</i> L., <i>Bromopsis</i> Fourr., <i>Anisantha</i> C. Koch, <i>Avena</i> L., <i>Arrhenatherum</i> Beauv., <i>Triticum</i> L., <i>Aegilops</i> L., <i>Elymus</i> L., <i>Elytrigia</i> Desv., <i>Agropyron</i> Gaertn., <i>Secale</i> L., <i>Psathyrostachys</i> Nevski, <i>Hordeum</i> L. (всего более 50 видов)				—	—	—	—	—

Примечание. «+» — наличие антигена в спектре преципитации, «—» — отсутствие антигена, ... — слабая иммунохимическая реакция.

зовали сыворотки на СФ следующих видов: *L. perenne*, *L. remotum*, *F. arundinacea*, *F. valesiaca*, *F. tenuifolia*, *F. ovina*, *F. heterophylla*.

На рис. 1 приведены электрофореграммы белков семян родов *Lolium*, *Festuca* и ряда других злаков. Для идентификации зон в электрофоретических спектрах исследуемых видов здесь же помещен спектр СФ *Triticum aestivum* L. Свое внимание мы сосредоточили на зоне быстрых компонентов (БК), которые при электрофорезе в кислой среде движутся впереди α -проламинов. Их электрофоретический спектр обладает видовой и геномной специфичностью (Джонсон, Холл, 1969; Конарев А., 1974; Пенева, 1974). Различие между спектрами *b—m* и спектрами *n, o* связано в основном с присутствием у первых интенсивного компонента в зоне БК (рис. 1, обозначен стрелкой). Указанный компонент четко выявляется в электрофоретических спектрах БК всех видов *Lolium* (рис. 1, *b—e*; см. таблицу, №№ 1—10) и ряда видов *Festuca* (рис. 1, *ж—m*; см. таблицу, № 11—19, 23—25), а также у представителей трибы *Bromeae*. Его идентичность у видов *Lolium* и *Festuca* была доказана методом сплит (рис. 2, *a/e*, *b/e*). У видов *Festuca* №№ 26—58 (см. таблицу), а также у видов *Bromus* и ряда других компонент с идентичной подвижностью обнаружен не был (рис. 2, *e/e*, *e/g*). Как видно из рис. 1, визуальная идентификация компонентов в электрофоретическом спектре весьма затруднительна. Впрочем даже идентичность компонентов по электрофоретической подвижности не всегда свидетельствует об их генетическом родстве (Конарев А., 1974; Митрофанова, 1979; Буткуте, Конарев, 1980). В особенности это справедливо для белков филогенетически отдаленных видов. Так, несмотря на сходство по электрофоретической подвижности, у *T. aestivum* этот компонент (рис. 2, *e/d*, обозначен стрелкой) проявляется 7%-м раствором

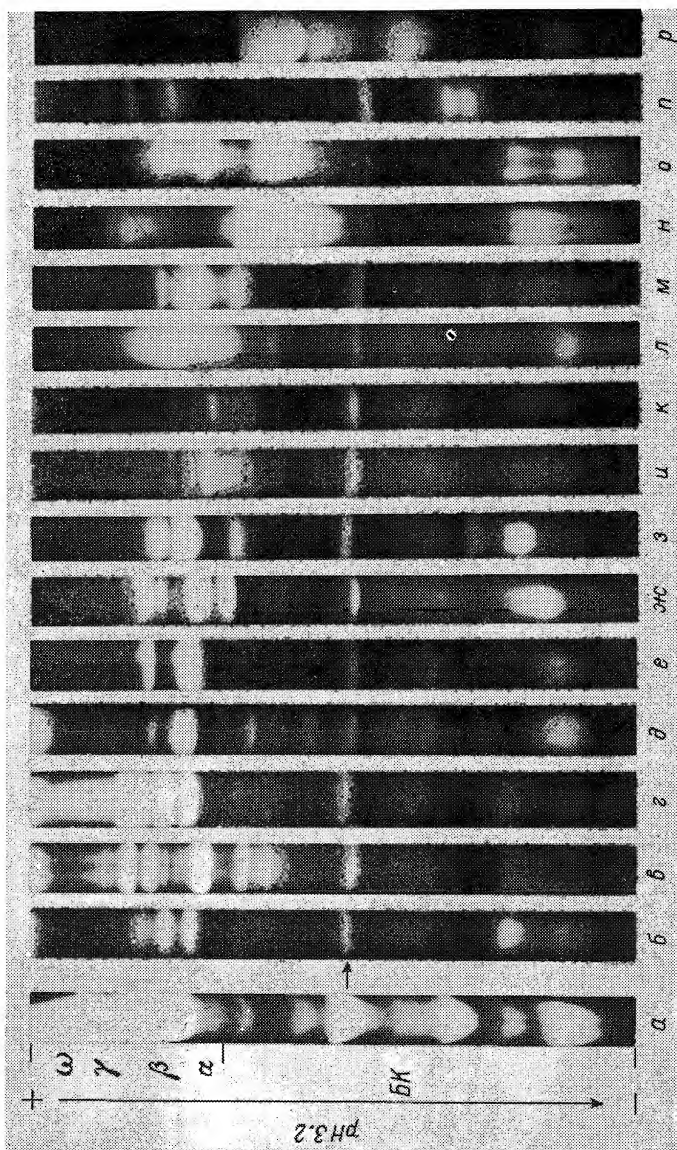


Рис. 1. Электрофоретические спектры белков спиртовых фракций семян (α—γ, ω — глиадины, BK — быстрые компоненты).

а — *T. aestivum*, б — *Lolium perenne* (2n=14), в — *L. rigidum*, г — *L. temutum*, е — *L. persicum*, ж — *Festuca pratensis* (2n=14), з — *F. arundinacea* (2n=42), и — *F. arundinacea* (2n=56), к — *F. arundinacea* (2n=70), л — *F. mairei*, м — *F. altaica*, н — *F. rubra*, о — *F. ovina*, п — *B. squarrosus*, р — *Poa pratensis*.

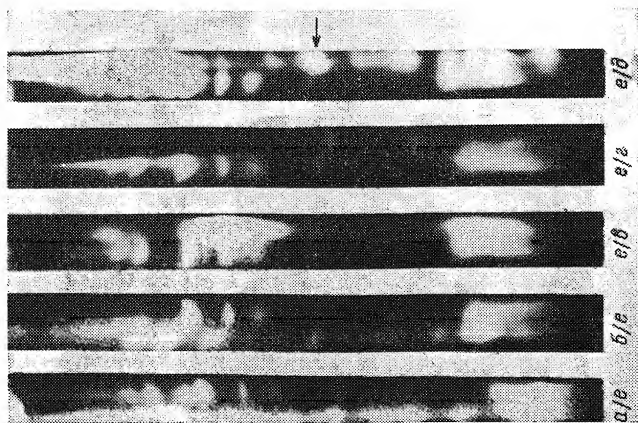


Рис. 2. Идентификация электрофоретических компонентов белков спиртовых фракций видов *Lolium temutum* (а), *Festuca arundinacea* (б), *F. ovina* (в), *Bromus squarrosus* (г), *T. aestivum* (д) методом слит.

Вид-анализатор *Lolium perenne* (е).

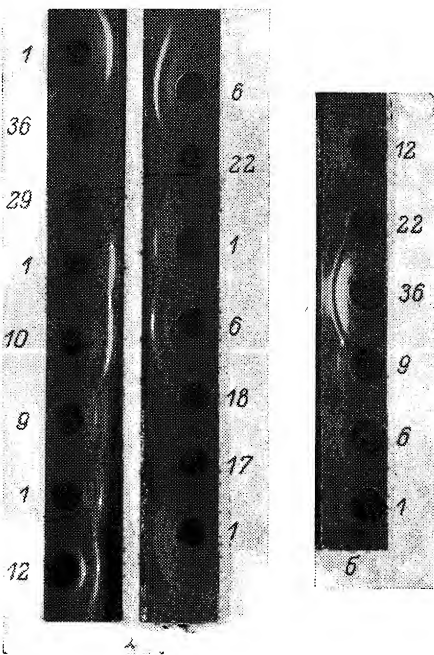


Рис. 3. Спектры преципитации белков спиртовых фракций видов родов *Lolium* и *Festuca* (номера на рисунке соответствуют номерам в таблице).

Проявлено сыворотками на белки *L. perenne* (а) и *F. valesiaca* (б).

ТХУ, у *L. perenne* и остальных близких видов соответствующий компонент можно выявить только после окрашивания гелей амидовым черным. Таким образом, по наличию в зоне БК характерного электрофоретического компонента все изученные виды *Lolium* и *Festuca* разделились на 2 группы: виды №№ 1—19, 23—25, имеющие этот компонент, и виды №№ 26—58 без такового. Из-за отсутствия нужного числа семян электрофорез белков диплоидов *F. drymeja*, *F. donax* и *F. scariosa* проведен не был.

В нижней, самой быстрой части спектров БК *L. perenne* ($2n=14$, 28) и *L. rigidum* обнаружены два плохо разделяющихся компонента (рис. 1, б—г). Судя

по положению в спектре, эти белки принадлежат к альбуминам (Kasarda et al., 1976). Один из них отсутствует у всех видов группы *Crepalia* (рис. 1, д, е; см. таблицу, №№ 7—10). Таким образом, это еще один аргумент в пользу неоднородности видов *Lolium*, объединенных в секции *Lolium* и *Crepalia*.

Как было показано ранее, в суммарных реакциях преципитации основное число компонентов (особенно у филогенетически близких видов и родов) представлено общими антигенами (Буткуте, Конарев, 1980, и др.). В анализе родства геномов и видов по белкам основную ценность имеют так называемые маркеры геномов, т. е. антигены — компоненты в спектрах преципитации, специфичные для одного или нескольких родственных геномов (Конарев В., 1973; Конарев А. и др., 1979). Для лучшего выявления таких маркеров и их идентификации у разных видов мы обычно пользуемся истощенными сыворотками (Конарев А. и др., 1979; Буткуте, Конарев, 1980). При использовании таких сывороток все виды, приведенные в таблице, были изучены с целью выявления в их белках антигенов, специфичных для всех видов *Lolium* (L), для групп видов *Lolium* (L^1 — *Lolium*, L^c — *Crepalia*), антигена, характерного для *F. arundinacea* (F^a), и антигена, характерного для *F. heterophylla* (F^h). Полученные данные сведены в таблице.

Антиген L был обнаружен с помощью сывороток на водосолерастворимые белки *L. perenne* и *L. remotum* только в белках видов *Lolium*. Данный антиген является белковым признаком, специфичным для видов этого рода.

Антиген L^1 обнаруживается в белках всех перекрестноопыляющихся видов *Lolium*, а также в белках *L. loliaceum*. Среди видов *Festuca* с компонентом в зоне БК антиген L^1 полностью отсутствует только в белках диплоида *F. pratensis* (см. таблицу).

Антиген, специфичный для видов секции *Crepalia* (L^c), был обнаружен у диплоидного вида *F. pratensis* (Буткуте, Конарев, 1980), а также у ряда полиплоидных видов *Festuca* (см. таблицу, №№ 12—19, 23). Полностью отсутствует указанный антиген в белках всех изученных нами диплоидов рода *Festuca* западноевропейского происхождения, а также у тетраплоида *F. altaica* (см. таблицу, №№ 20—22, 24, 25).

После истощения сыворотки *F. arundinacea* ($2n=42$) белками *L. perenne* в спектре преципитации остается один компонент. Этот антиген (F^a) отсутствует в белках всех видов *Lolium*, а также большинства видов *Festuca* (см. таблицу). Антиген оказался характерным для полиплоидных видов подрода *Schedonorus*, а также *F. altissima* подрода *Drymanthele* (см. таблицу, №№ 12—19, 23).

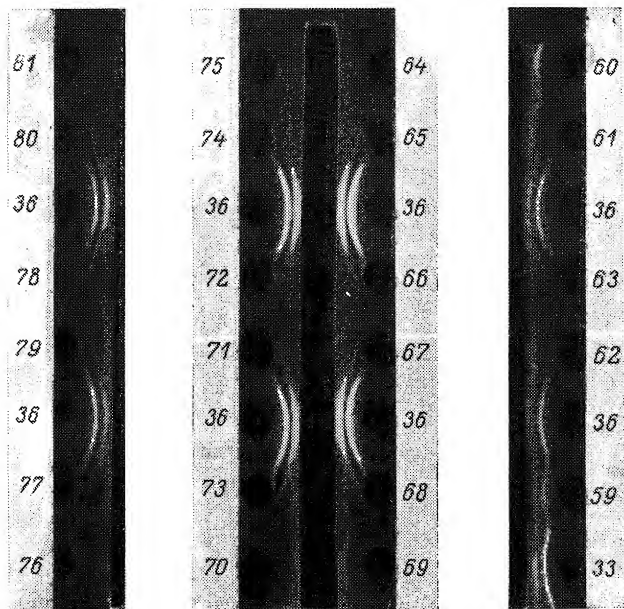


Рис. 4. Спектры преципитации белков спиртовых фракций видов.

33 — *Festuca heterophylla*, 36 — *F. valesiaca*, 59 — *Nardurus tenuiflorus*, 60 — *Vulpia membranacea*, 61 — *Dactylis glomerata*, 62 — *Cynosurus cristatus*, 63 — *Poa pratensis*, 64 — *Triticum boeoticum*, 65 — *T. urartu*, 66 — *T. aestivum*, 67 — *Aegilops squarrosa*, 68 — *Elytrigia stipifolia*, 69 — *E. juncea*, 70 — *E. elongata*, 71 — *Elymus sibiricus*, 72 — *Agropyron cristatum*, 73 — *Psathyrostachys juncea*, 74 — *Hordeum bulbosum*, 75 — *H. spontaneum*, 76 — *Glyceria fluitans*, 77 — *Avena sativa*, 78 — *Arrhenatherum elatius*, 79 — *Anisantha madritensis*, 80 — *Bromopsis inermis*, 81 — *Bromus racemosus*.
Проявлено сывороткой на белки *Festuca valesiaca*.

Из таблицы видно, что ни один из перечисленных выше антигенов не найден в белках диплоидов подрода *Drymanthele*, секции *Scariosae*, а также видов *Festuca* подрода *Festuca* (см. таблицу, №№ 20—22, 26—58). Нужно отметить, что в их белках отсутствуют не только специфические антигены, но и большинство общих для видов *Lolium* и *Festuca* антигенов. Как видно из рис. 3, белки видов подрода *Festuca* и других вышеуказанных представителей с сывороткой на *L. perenne* дают один слабый общий компонент. С другой стороны, сыворотка на белки *F. valesiaca* (подрод *Festuca*) в белках представителей *Lolium* и других подродов *Festuca* выявляет два слабых антигена в отличие от гомологичной реакции, где дополнительно проявляются 4—5 компонентов (рис. 3, б). Виды *Festuca donax*, *F. drymeja* и *F. scariosa* иммунохимически по белкам СФ оказались довольно отдаленными от всех плевелов и овсяниц.

С помощью сывороток *F. valesiaca*, *F. tenuifolia*, *F. ovina* не было обнаружено заметных различий в спектрах преципитации видов *Festuca* (см. таблицу, №№ 26—58). Однако сыворотка на белки *F. heterophylla* (2n=28), истощенная белком *F. valesiaca* (2n=14), проявляет один компонент F^h, по которому возможна дифференциация видов подрода *Festuca* на две группы: виды № 30—35, 58, белки которых содержат антиген F^h, и виды № 26—29, 36—57 без такового (см. таблицу). Такое деление совпадает с дифференциацией секции *Oviniae* (подрода *Festuca*) на группы § *Intravaginales* и § *Extravaginales* (Hackel, 1882).

В предыдущей работе (Буткуте, Конарев, 1980) мы показали отсутствие серологического родства между белками семян видов трибы *Triticeae* и рода *Lolium*. Так как плевелы и овсяницы подрода *Festuca* оказались также довольно отдаленными друг от друга по белкам (рис. 3, а, б), было интересно изучить степень родства последних с представителями трибы *Triticeae* и других триб сем. *Poaceae*. Как видно из рис. 4, сыворотка на белки *Festuca valesiaca* в отличие от гомологичной реакции проявляет с белками представителей трибы *Triticeae* только один слабый компонент. Сходно ведут себя белки видов триб *Aveneae*, *Meliceae*, *Bromeae* (рис. 4). Более интенсивную реакцию преципитации дают белки *Poa pratensis* L., *Dactylis glomerata* L., *Cynosurus cristatus* L., *Nardurus tenuiflorus* (Schrud.) Boiss., *Vulpia membranacea* (L.) Dum., которые наряду с *Lolium* и

Festuca являются представителями трибы *Poeae*. Судя по суммарной реакции, степень их родства не является одинаковой. Белки *Nardurus tenuiflorus* проявляют наибольшее серологическое сходство с таковыми подрода *Festuca* (рис. 4). На два компонента меньше, чем в гомологичной реакции, имеет спектр белка *Vulpia membranacea*. *Cynosurus cristatus*, *Dactylis glomerata* и *Poa pratensis* по антигенному составу белков еще больше отличаются от видов подрода *Festuca*.

Электрофоретический анализ белков СФ позволил разделить виды родов *Lolium* и *Festuca* по типам спектров на две группы: виды *Lolium* и *Festuca* №№ 1—19, 23—25, с одной стороны, и виды *Festuca* №№ 26—58 — с другой. С помощью данного метода подтверждено также деление видов *Lolium* на секции *Lolium* и *Crepalia*. Результаты иммунохимического анализа не только подтвердили дифференциацию, выявленную по электрофоретическим спектрам, но и позволили более детально изучить взаимосвязи между видами *Lolium* и *Festuca* по белкам-маркерам.

Исходя из данных по антигенному составу полиплоидных видов *F. pratensis* ssp. *apennina*, *F. arundinacea*, *F. gigantea*, *F. altissima*, можно заключить, что в формировании генотипов этих видов принимали участие формы с геномами, близкими к *L. perenne* и *L. remotum* (или *F. pratensis*). Последние два вида сходны по антигенному составу белков СФ (см. таблицу). Тут же следует отметить, что диплоидный вид *F. paniculata* имеет антиген, характерный для *L. perenne*. Таким образом, среди диплоидов *Festuca* имеются виды с антигеном как от *L. perenne*, так и от *L. remotum* (см. таблицу). Данный факт можно трактовать как проявление закона гомологических рядов в наследственной изменчивости. Несмотря на серологическое сходство белков СФ видов *Lolium* и диплоидов *F. pratensis* и *F. paniculata* (см. таблицу, №№ 1—11, 24), виды *Lolium*, как было сказано, отличаются от всех видов *Festuca* по антигену, обнаруженному в водосолеорастворимых белках *Lolium* (см. таблицу, №№ 1—10).

Деление рода *Festuca* по белковым признакам на две группы — виды подродов и секций, близких к видам рода *Lolium*, и виды подрода *Festuca* — совпадает с данными по скрещиваемости. Так, при скрещивании представителей подрода *Festuca* и рода *Lolium* получены единичные стерильные гибриды (Jenkin, 1959; Hertzsch, 1960), в то время как виды подрода *Schedonorus* сравнительно легко скрещиваются с видами *Lolium* (Jenkin, 1959; Terrell, 1966; Sulinowski, 1969). Работ же, посвященных изучению родства видов других подродов *Festuca* с видами рода *Lolium*, мы не встретили. Известно только, что виды *F. donax*, *F. drymeja* и *F. scariosa* составляют группу диплоидов, отдаленную от диплоидных *F. polesica* (подрод *Festuca*), *F. pratensis* (подрод *Schedonorus*) и видов рода *Lolium* (Borrill et al., 1977). По нашим данным, виды *F. donax*, *F. scariosa* и *F. drymeja* по белкам действительно далеки как от видов *Lolium*, так и от всех видов *Festuca* (см. таблицу и рис. 3).

Пользуясь случаем, благодарим докторов М. Borrill (Англия) и G. A. White (США) за присылку семян представителей родов *Lolium* и *Festuca*.

В результате проведенных исследований можно сделать следующие выводы.

1. На основании электрофоретического анализа белков СФ семян все виды рода *Festuca* разделились на 2 группы: 1) виды подродов *Schedonorus*, *Drymanthele* и секций *Scariosae* и *Subbulbosae* и 2) виды подрода *Festuca*. Виды рода *Lolium* оказались близкими к первой группе видов рода *Festuca*. Аналогичные результаты были получены с помощью иммунохимического анализа белков СФ.

2. В белках полиплоидных видов *F. pratensis* ssp. *apennina*, *F. arundinacea*, *F. altissima*, *F. gigantea* (подроды *Schedonorus*, *Drymanthele*), кроме антигена, характерного только для этих видов, обнаружены белковые маркеры геномов обеих групп рода *Lolium*.

3. В водосолеорастворимых белках всех видов рода *Lolium* обнаружен антиген, специфичный только для видов данного рода.

4. Виды подрода *Festuca* на основании данных по антигенному составу белков СФ разделены на две группы, соответствующие подсекциям *Intravaginales* и *Extravaginales*.

5. Иммунохимически по белкам СФ все виды *Lolium* и *Festuca* оказались удаленными от изученных видов других триб: *Triticeae*, *Bromeae*, *Aveneae*, *Meliceae*.

Барисашвили М. А., Губарева Н. К., Конарев А. В. (1979). Изучение вида *Triticum persicum* Vav. по белкам зерна. Тр. по прикл. бот., ген. и сел., 63, 3. — Буткуче Б. Л., Конарев А. В. (1980). Иммунохимическое исследование белков семян *Lolium* в связи с филогенией этого рода. Бот. ж., 65, 10. — Гаврилюк И. П., Губарева Н. К., Конарев В. Г. (1973). Выделение, фракционирование и идентификация белков, используемых в геномном анализе культурных растений. Тр. по прикл. бот., ген. и сел., 52, 1. — Джонсон Б., Холл О. (1969). Анализ филогенетического родства с помощью электрофореза белков. Сельское хозяйство за рубежом (растениеводство), 6. — Конарев А. В. (1974). Дифференциация генома А пшениц по белкам. Автореф. канд. дис. Л., ВИР. — Конарев А. В., Васильева Т. Н., Бухтеева А. В. (1979). Антигенный состав белков зерна и связи между родами *Triticum* L., *Elytrigia* Desv., *Elymus* L., *Agropyron* Gaertn. Тр. по прикл. бот., ген. и сел., 63, 3. — Конарев В. Г. (1973). Принцип белковых маркеров в геномном анализе и сортовой идентификации пшеницы. Тр. по прикл. бот., ген. и сел., 49, 3. — Кречетович В. И., Бобров Е. Г. (1934). Род Беломятлик — *Leucopoa* Griseb. В кн.: Флора СССР, 2. Л., Изд. АН СССР. — Митрофанова О. П. (1977). Генетический контроль глиаина мягкой пшеницы *Triticum aestivum* L. Автореф. канд. дис. Л., ВИР. — Митрофанова О. П. (1969). Анализ наследования электрофоретических компонентов глиаина мягкой пшеницы. Тр. по прикл. бот., ген. и сел., 63, 3. — Пенева Т. И. (1974). Глиадины эгиллопов секции *Sitopsis* (Jaub. et Spach) Zhuk. в связи с происхождением генома В пшениц. Автореф. канд. дис. Л., ВИР. — Borrill M., Kirby M., Morgan W. G. (1977). Studies in *Festuca*. 11. New Phytol., 78, 3. — Hackel E. (1882). Monogr. Festucarum Europaeum. Kassel and Berlin, Th. Fischer. — Hertzsich W. (1960). Kreuzungen innerhalb der Gattung *Festuca* und zwischen den Gattungen *Festuca* und *Lolium*. Z. Pflanzenzücht., 40, 3. — Jauhar P. (1975). Chromosome relationships between *Lolium* and *Festuca* (Gramineae). Chromosoma, 52, 103. — Jenkins T. J. (1959). Fescue species (*Festuca* L.) In: Handbuch der Pflanzenzüchtung, 2. Aufl., 4, 32. Berlin, Hamburg. — Kasarda D. D., Bernardin J. E., Nimmo C. C. (1976). Wheat proteins. In: Advances in cereal science and technology, 1. — Sulnowski S. (1969). Zagadnienie mieszanow miedzygatunkowych u traw z rodzajow *Lolium* i *Festuca*. III. Mieszance miedzyrodzajowe. Postepy nauk rolniszen, 16, 2. — Terrell E. E. (1966). Taxonomic implications of genetics in ryegrasses (*Lolium*). Bot. Rev., 32, 2.

Всесоюзный научно-исследовательский институт
растениеводства им. Н. И. Вавилова,
Ленинград.

Получено 16. I. 1981.

УДК 631.547.4 : 582.542.1

Ю. Н. Прокудин, В. И. Шatrovская, В. Я. Волина

ЦВЕТЕНИЕ ВИДОВ *POA*, *ALOPECURUS* И *PIPTATHERUM* (*POACEAE*)

YU. N. PROKUDIN, V. I. SHATROVSKAYA, V. YA. VOLINA. FLOWERING OF
THE SPECIES OF *POA*, *ALOPECURUS* AND *PIPTATHERUM* (*POACEAE*)

Изучение суточной ритмики цветения семи видов мятлика, трех видов лисохвоста и двух видов ломкоостника обнаружило, что у мятлика пять видов (*Poa annua*, *P. angustifolia*, *P. longifolia*, *P. trivialis*, *P. compressa*) — ночные злаки (цветение между 22.00 и 3.00 ч), один (*P. sterilis*) — утренний злак (цветение с 7.50—9.30 до 9.20—12.00 ч) и один (*P. nemoralis*) — вечерний (с 17.15—18.50 до 18.45—20.10 ч). У всех трех видов лисохвоста начало цветения связано с утренними часами (от 4.30 до 6.10), но конец падает на разное время: у *Alopecurus pratensis* — около 10.00, *A. geniculatus* — 13.00, *A. vaginatus* — часто после 17.00. Виды ломкоостника по суточной ритмике цветения различаются: *Piptatherum virescens* — утренний злак (цветет с 5.10 до 7.30), *P. holciforme* — ночной (с 21.45—23.45 до 0.15—1.40).

В течение многих лет ботаники Харьковского государственного университета (ХГУ) проводят комплексное биосистематическое изучение дикорастущих злаков флоры Украины с использованием разных методов исследования. Среди них существенное место занимает антологическое изучение злаков — выявление сроков и суточной ритмики цветения популяций разных видов. Методика была заимствована нами из работ ботаников Пермского государственного университета, где под руководством А. Н. Пономарева сформировался широко известный центр антологического изучения злаков. В течение по-

следних полутора десятилетий наши исследования, проводившиеся несколько в ином по сравнению с пермскими учеными плане (данные антэкологии как дополнителный метод комплексного изучения злаков), осуществлялись в тесном контакте и взаимодействии с ними. Наши и их исследования в значительной степени дополняли друг друга, и анализ результатов позволил сформулировать некоторые теоретические положения, в которых подчеркивалось большое значение суточной ритмики цветения злаков для их таксономии и микроэволюции (Пономарев, Русакова, 1968; Пономарев, 1969; Прокудин, 1975; Пономарев, Прокудин, 1975).

По материалам наших антэкологических исследований опубликовано значительное число работ. Список их приведен в монографии «Злаки Украины» (Прокудин и др., 1977), в которой имеется и сводка данных по антэкологии украинских дикорастущих злаков.

В последние годы на опытном участке в ботаническом саду ХГУ, где собрана большая живая коллекция злаков, ботаники ХГУ продолжали антэкологические исследования. Изучали суточную ритмику и сроки цветения в сезоне видов злаков, собранных в различных районах Украины. При этом учитывали также температуру и относительную влажность воздуха на уровне соцветий.

Ниже излагаются результаты антэкологического изучения видов трех родов флоры Украины: *Poa* L., *Alopecurus* L., *Piptatherum* Beauv.

Poa L.

Род *Poa* — один из наименее изученных в антэкологическом отношении родов злаков. Из 24 видов мятлика флоры Украины лишь для трех в литературе мы обнаружили сведения об их цветении. Два из них — *P. annua* L. и *P. pratensis* L. — являющиеся утренними злаками, цветущими с 4—5 ч (Пономарев, 1964), один вид — *P. angustifolia* L. — цветет в ночные часы. По наблюдениям А. Н. Пономарева (1966) в Троицком заповеднике (Зауралье), цветки у *P. angustifolia* раскрываются с 21—22 ч и пыление продолжается до 4—6 ч утра с максимумом цветения около полуночи. При понижении температуры до 10—8° С цветение и пыление сдвигаются на утренние часы.

На опытном участке в ботаническом саду мы изучили антэкологию 7 видов мятлика, привезенных из разных областей Украины:

P. annua (№ 122) — Иваново-Франковская обл., биостационар на полонине Пожижевской в Карпатах, вблизи дома, в затененном месте.

P. angustifolia (№ 96) — Харьковская обл., Волчанский р-н, окр. с. Ефремовка, меловые обнажения на склоне правого высокого берега р. Волчья.

P. longifolia Trin. (№ 596) — Крымская обл., заповедно-охотничье хозяйство, Бабуган-йла, вблизи Беседки ветров. Пологий склон северо-западной экспозиции с растительностью лугового типа.

P. trivialis L. (№ 5) — Харьковская обл., Чугуевский р-н, окр. с. Волохов Яр, вблизи р. Балаклейка.

P. nemoralis L. (№ 1) — Житомирская обл., Житомирский р-н, окр. с. Денешы, левый берег р. Тетерев. Гранитные обнажения в широколиственном (дуб, липа, лещина) лесу.

P. compressa L. (№ 9) — Хмельницкая обл., Каменец-Подольский р-н, толтра на повороте дороги на Кармелюкову гору. На северном склоне среди скал, небольшой уступ под скалой.

P. sterilis Bieb. (№ 43a) — Крымская обл., заповедно-охотничье хозяйство, у гребня хребта Хыр-Алан. Щебнистая осыпь в разреженном дубовом лесу, на склоне восточной экспозиции.

В полном объеме изучение суточной ритмики и сроков цветения в сезоне указанных видов мятлика было проведено нами в 1979 г. До этого (1977—1978 гг.) лишь попутно фиксировались некоторые данные, относящиеся к цветению этих видов, при антэкологическом изучении злаков других родов.

Антэкологическая характеристика видов мятлика приводится в табл. 1. Как видно из таблицы, пять из семи изученных видов — это ночные злаки. Три из них — *P. annua*, *P. angustifolia* и *P. longifolia*, весьма далекие друг от друга в систематическом отношении и довольно разные по своей экологии, обладают очень сходной суточной ритмикой цветения. Цветут они в темное время

суток почти в одинаковых температурных пределах и при близких показателях относительной влажности воздуха. Максимум цветения (число раскрывшихся цветков) приходится на период с 23 до 24 ч. Однако этот максимум для разных видов является условным и весьма относительным. Так, у *P. annua* (по наблюдениям 26 V 1979) он составил лишь 4 раскрывшихся цветка в одном соцветии, у *P. angustifolia* — 7, у *P. longifolia* (25 мая) — 10. При этом удалось подметить некоторую взаимосвязь между интенсивностью (максимальным числом раскрывшихся цветков) и продолжительностью цветения одной метелки. Например, у *P. annua* при одновременном раскрывании 4 цветков продолжительность цветения одной метелки составила 4—5 дней, у *P. angustifolia* при раскрывании 7 цветков — 8—9 дней и *P. longifolia* при 10 — 13—15 дней.

ТАБЛИЦА 1

Антэкологические особенности видов рода *Poa*
(по наблюдениям 1979 г.)

Вид и номер образца	Сроки цветения	Суточная ритмика цветения, ч	Температура, °С	Относительная влажность воздуха, %
<i>P. annua</i> (№ 122)	24 V—7 VI	(22.10—22.50)—(1.10—2.40)	13.5—20.5	43—92
<i>P. angustifolia</i> (№ 96)	19—28 V	(22.50—23.30)—(2.00—2.20)	11.0—20.5	38—86
<i>P. longifolia</i> (№ 596)	20 V—3 VI	(21.35—23.00)—(2.00—2.35)	8.0—20.0	63—93
<i>P. trivialis</i> (№ 5)	24 V—3 VI	(0.10—0.40)—(2.30—3.40)	9.0—19.5	26—93
<i>P. nemoralis</i> (№ 1)	29 V—6 VI	(17.15—18.50)—(18.45—20.10)	16.0—28.5	24—91
<i>P. compressa</i> (№ 9)	6—17 VI	(23.30—24.00)—(4.00—5.50)	10.5—14.5	60—100
<i>P. sterilis</i> (№ 43a)	1—12 VI	(7.50—9.30)—(9.20—12.00)	22.0—34.0	26—77

Взаимосвязь аналогичного характера между этими показателями обнаружена и у двух других видов ночного цветения — *P. trivialis* и *P. compressa*, относящихся к разным рядам. Начало цветения у них несколько отодвинуто на более поздние часы, а конец его захватывает часть светлого времени суток (3.40—5.50). Максимум цветения несколько сдвинут на период с 1 до 2.30 ч и характеризуется относительно небольшим числом раскрывшихся цветков. Наибольшее число раскрывшихся цветков в период максимума цветения было отмечено 28 мая в 2 ч 10 мин у *P. trivialis* — 21 цветок в одном соцветии, у *P. compressa* — 8 цветков. Продолжительность цветения одной метелки была у *P. trivialis* 6—7 и у *P. compressa* 4—6 дней.

Цветение остальных двух изученных видов мятлика приходится на светлый период суток. *P. nemoralis* является типичным вечерним злаком, *P. sterilis* — утренним, цветение которого в ряде случаев может затягиваться до 12 ч. Максимум цветения у первого из них наступает в более ранние вечерние часы, между 17.50 и 18.40, когда обычно одновременно раскрываются до 20 цветков; продолжительность цветения одной метелки 5—6 дней. У *P. sterilis* максимум цветения приходится на промежуток времени между 8.30 и 10.30, а число одновременно раскрывшихся цветков достигает 52; одна метелка цветет 7—8 дней.

Таким образом, и у этих двух видов мятлика, цветение которых связано со светлым периодом суток, наблюдается закономерность, отмеченная выше для мятликов ночного цветения: относительно меньшая интенсивность цветения в течение суток совпадает с относительно меньшей продолжительностью цветения одной метелки в сезоне. С чем это связано и распространяется ли эта особенность на другие, не изученные в антэкологическом отношении виды мятликов, сказать пока трудно. Если исходить из возможного действия каких-то компенсаторных механизмов, то следовало ожидать обратного соотношения между этими признаками.

Как видно из табл. 1, в условиях вегетационного сезона 1979 г. цветение большинства видов проходило в последней декаде мая—первой декаде июня. Раньше всех в сезоне зацвел *P. angustifolia* (19 мая), наиболее поздно начали цвести *P. sterilis* (1 июня) и *P. compressa* (6 июня). Конец цветения двух последних видов соответственно сдвинулся на вторую декаду июня.

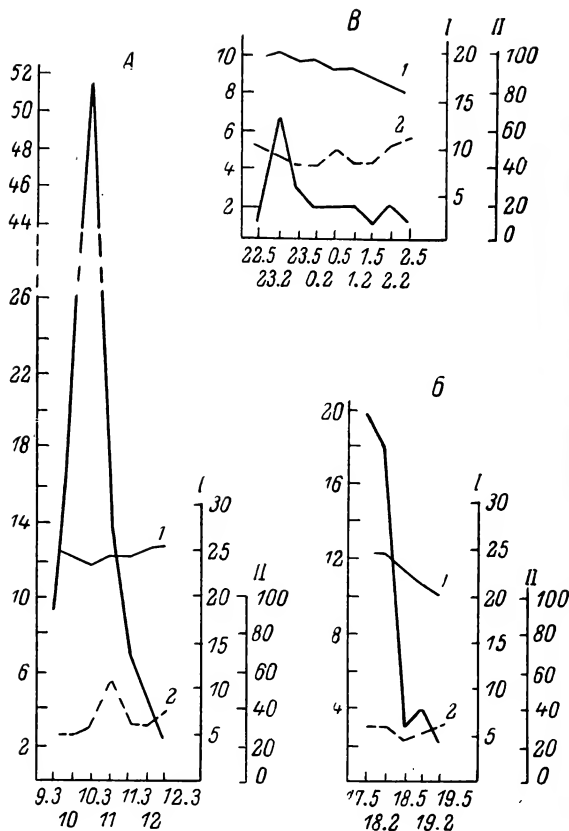


Рис. 1. Суточное цветение трех видов рода *Poa*.

А — *P. sterilis* (№ 43а), 8 VI 1979; Б — *P. nemoralis* (№ 1), 2 VI 1979; В — *P. angustifolia* (№ 96), 26 V 1979. 1 — температура, °С (ось I), 2 — относительная влажность воздуха, % (ось II). Здесь и на рис. 3 на оси ординат — число раскрывшихся цветков; на оси абсцисс — время (часы суток).

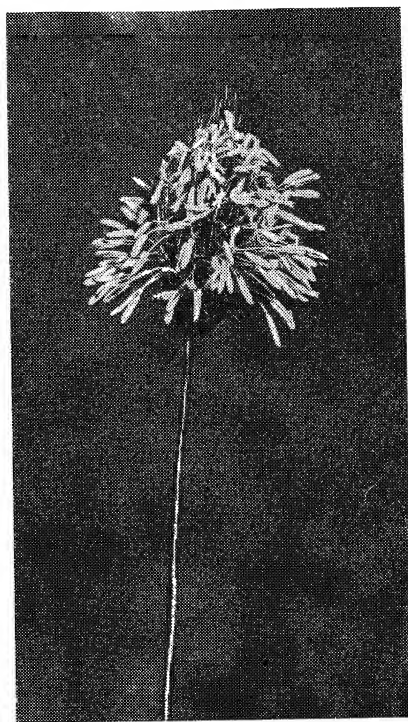


Рис. 2. Соцветие *Alopecurus vaginatus* в «мужской» фазе цветения.

Наши данные о суточной ритмике цветения *P. annua*, относимого нами к ночным злакам, не совпадают с данными Пономарева (1964), считающего этот вид злаком утреннего цветения. Весьма возможно, что подобные различия связаны с генетической неоднородностью этого космополитного вида, для которого в литературе приводятся разные числа хромосом ($2n=14, 28, 52$). Дальнейшее антологическое и кариосистематическое изучение видов рода *Poa* флоры Украины, планируемое нами на ближайшие годы, позволит уточнить этот и многие другие вопросы антологии мятликов.

Цветение трех различных по суточной ритмике видов рода *Poa* в ботаническом саду ХГУ показано на рис. 1.

Alopecurus L.

До недавнего времени из семи произрастающих в УССР видов лисохвоста лишь для двух — *A. arundinaceus* Poir. и *A. pratensis* L. — имелись сведения о суточной ритмике цветения. Согласно Пономареву (1964, 1966), *A. arundinaceus* является утренним злаком, цветущим с 4—6 до 8—10 ч. По данным В. А. Банниковой (1964а, б), *A. pratensis* также является утренним злаком, но цветущим в более ранние часы (с 3.30—5 до 7—8 ч). Сведения о биологии цветения лисохвоста лугового имеются и в более ранних работах ряда авторов, указывающих на наличие у него типичной протогинии. С обсуждением этих данных можно познакомиться в обзорной статье Пономарева (1964), который утверждает, что *A. pratensis* характеризуется низкой автофертильностью и явля-

ется более или менее строгим перекрестником, рыльца которого сохраняют восприимчивость до четырех дней.

Согласно данным Е. И. Курченко (1964, 1967), протогиничным видом является и *A. vaginatus* (Willd.) Pall. ex Kunth. По ее наблюдениям, первыми в соцветии появляются рыльца, улавливающие пыльцу, и только на третий-четвертый день показываются пыльники.

В работах Л. Ф. Борисовой (1975, 1976), посвященных роду *Alopecurus* флоры Северного Кавказа, имеются сведения о суточной ритмике цветения пяти видов лисохвоста, в том числе двух представленных во флоре Украины — *A. pratensis* и *A. arundinaceus*. По данным указанного автора, оба эти вида цветут в утренние часы, но у *A. pratensis* наблюдается дополнительное цветение в вечернее время.

На опытном участке в 1977 и 1978 гг. мы изучали антэкологию популяций трех видов *Alopecurus* L., относящихся к разным секциям:

A. vaginatus (№ 49) — Крымская обл., заповедно-охотничье хозяйство, Большая Поляна.

A. vaginatus (№ 58) — Крымская обл., заповедно-охотничье хозяйство, Бабуган-яйла, у Беседки ветров.

A. pratensis (№ 60) — Крымская обл., заповедно-охотничье хозяйство, Бабуган-яйла, у Беседки ветров.

A. pratensis (№ 135) — Карпаты, хр. Черногора, полонина Квасовский Менчул в Закарпатской обл.

A. geniculatus L. (№ 122) — Ивано-Франковская обл., Карпаты, полонина Пожижевская.

По нашим наблюдениям, все три изученных вида лисохвоста оказались протогиничными. Первыми у них появляются рыльца, на третий-четвертый день после них выходят наружу пыльники, но рыльца при этом еще остаются свежими. Пыльники вначале появляются в верхней части соцветия, позже цветение распространяется вниз, последними вскрываются пыльники нижних цветков соцветия (рис. 2).

Антэкологическую характеристику видов лисохвоста приводим в табл. 2. Как видно из таблицы, у всех трех видов лисохвоста начало цветения в течение суток связано с утренними часами и наступает практически в одно и то же время. Небольшой сдвиг начала цветения на более поздние часы наблюдался лишь у *A. vaginatus* (№ 58). Дальнейший ход цветения у изученных видов протекает по-разному: у *A. pratensis* оно прекращается около 10 ч, у *A. geniculatus* — около 13 ч, а у *A. vaginatus* может длиться весь день, прекращаясь лишь после 17 ч. Следует отметить, что в один из дней (24 V 1978) мы наблюдали у *A. pratensis* дополнительное вечернее (между 18 и 18.30 ч) цветение при температуре 12.5—14°, что подтверждает наблюдения Борисовой (1976) на северокавказском материале.

Сравнение суточного хода цветения разных популяций одного и того же вида, а также данных по годам у одной популяции, не обнаружило существенных различий. Это лишний раз свидетельствует об относительной устойчивости

ТАБЛИЦА 2
Антэкологические особенности видов рода *Alopecurus* L.

Вид и номер образца	Годы наблюдений	Сроки цветения	Суточная ритмика цветения, ч	Температура, °C	Относительная влажность воздуха, %
<i>A. vaginatus</i> (№ 49)	1977 1978	— 23 IV—10 V	— (6.10—10.00)—(11.15—17.30)	— 0.0—19.5	— 41—94
<i>A. vaginatus</i> (№ 58)	1977 1978	19 IV—3 V —	(9.10—12.30)—(14.00—15.30) 11.00—17.30	12.0—22.0 8.0—19.5	46—100 43—68
<i>A. pratensis</i> (№ 60)	1977 1978	12 V—7 VI 15 V—7 VI	(5.05—7.40)—(9.30—10.15) (4.50—8.00)—(7.35—9.30)	10.0—25.0 8.5—20.0	50—95 50—100
<i>A. pratensis</i> (№ 135)	1977 1978	— 15 V—7 VI	— (4.30—7.30)—(7.30—10.05)	— 4.0—19.0	— 49—100
<i>A. geniculatus</i> (№ 122)	1977 1978	с 8 V с 20 V	(5.25—6.10)—(10.50—12.55) (4.50—10.45)—(8.00—13.30)	5.5—24.0 9.5—23.0	54—100 42—100

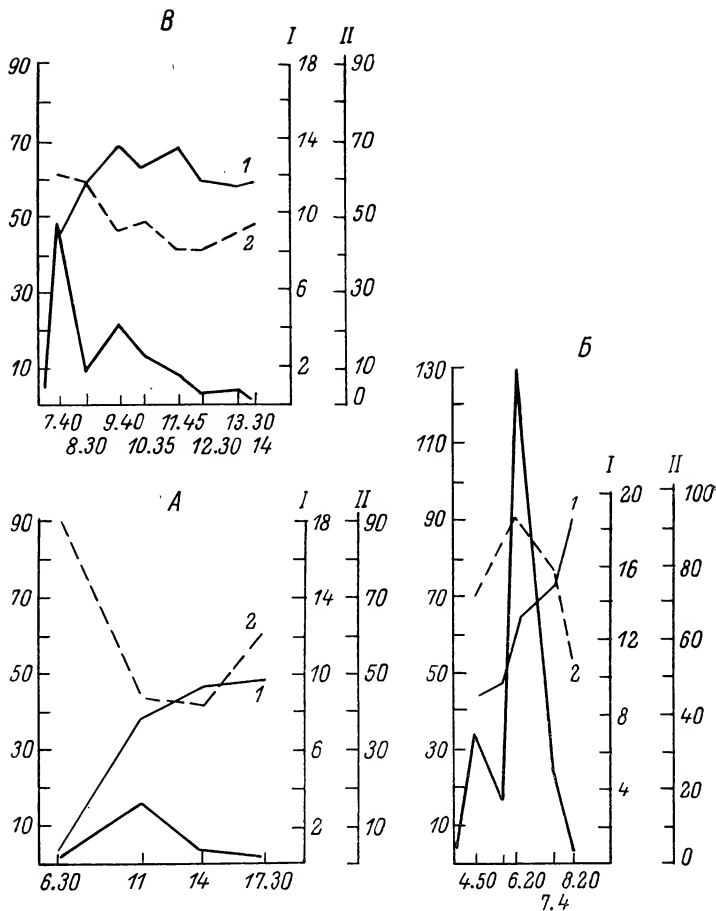


Рис. 3. Суточное цветение трех видов рода *Alopecurus*.

A — *A. vaginatus* (№ 49), 30 IV 1978; Б — *A. pratensis* (№ 135), 31 V 1978; Б — *A. geniculatus* (№ 122), 3 VI 1978.

этого признака. Об этом же говорит и сходство в суточной ритмике цветения *A. pratensis*, изучавшейся нами в условиях Харькова, а другими исследователями — в других регионах нашей страны (Пономарев, 1964, 1966; Банникова, 1964а, б; Борисова, 1976).

По срокам зацветания в сезоне наиболее рано цветущим оказался крымский горный вид *A. vaginatus*, цветение которого в Харькове начинается в третьей декаде апреля и полностью завершается в первой декаде мая. *A. pratensis* зацветает с половины мая и прекращает цветение в первой декаде июня. *A. geniculatus*, признаваемый однолетним видом, характеризуется растянутым цветением в сезоне. По нашим наблюдениям на опытном участке, первое появление пыльников у него было отмечено в 1977 г. 8 мая, в 1978 г. — 20 мая. В обоих случаях цветение продолжалось почти до конца августа. Карпатская популяция этого вида оказалась многолетней формой, у которой новые побеги формируются из почек, располагающихся в нижних узлах генеративных побегов. В узлах образуются дочерние дерновинки, которые перезимовывают, а весной дают новые побеги.

Цветение изученных видов лисохвоста на опытном участке показано на рис. 3, А—Б.

Piptatherum Beauv.

Сведения о цветении видов этого рода в литературе отсутствуют.

На опытном участке нами были изучены два вида этого рода, произрастающие в Горном Крыму, — *P. virescens* (Trin.) Boiss. и *P. holciforme* (Bieb.) Roem. et Schult. Основное антоэкологическое изучение этих видов проведено в 1979 г.,

хотя некоторые данные об их суточной ритмике цветения были получены в 1977 и 1978 гг. попутно с анэкологическим изучением других видов злаков.

Поскольку в литературе полностью отсутствуют сведения о характере цветения видов этого рода, мы несколько подробнее охарактеризуем ход их цветения в течение суток.

P. virescens (№ 51) — Крымская обл., заповедно-охотничье хозяйство; левый берег р. Альма, между кордонами Седун и Черная речка.

На опытном участке в 1979 г. цветение началось 24 мая. Наблюдение за отмеченным соцветием проводилось в течение трех дней. При этом были обнаружены исключительно низкая интенсивность суточного цветения и весьма медленное — в течение 1.5—2 ч — раскрытие каждого цветка.

В первый день наблюдений (25 мая) цветение началось в 6.00 при температуре 17° и влажности воздуха 52%, раскрылся только один цветок. (Погода в этот день была теплая, солнечная, небо безоблачное, легкий ветерок; накануне ночью атмосферных осадков не было.) Следующие два цветка полностью раскрылись в 6.30, и далее в цветении наступила пауза. В 7.30, когда температура достигла 23°, а влажность 44%, раскрылся еще один цветок. На этом цветении в первые сутки прекратилось.

Во второй день наблюдений (26 мая) на отмеченной метелке в 5.10 при температуре 9° и относительной влажности 92% раскрылся только один цветок и на этом цветении прекратилось. На третий день (27 мая) суточное цветение началось еще раньше — в 4.30, раскрылись два цветка, через полчаса раскрылся еще один и после длительной паузы, в 7.00, — еще один цветок. На этом цветении данной метелки прекратилось полностью.

По наблюдениям 1978 г. цветение *P. virescens* на опытном участке начиналось между 6.50—7.20 и заканчивалось в 7.20—10 ч при температуре 8.5—16.5° и влажности 49—100%. Число раскрывшихся цветков и здесь было очень небольшим.

Таким образом, *P. virescens* представляет собой утренний злак с очень низкой интенсивностью суточного цветения.

P. holciforme (№ 70) — Крымская обл., Карадаг. Вблизи вершины Карагач, под Королевскими скалами, южный склон.

Цветение этого вида на опытном участке в 1979 г. началось 22 мая, наблюдения велись с 24 до 26 мая. Суточное цветение начиналось между 21.45 и 23.45 и заканчивалось между 0.15 и 1.40, при температуре 20.5—12.0° и влажности 71—50%.

Для примера рассмотрим суточный ход цветения *P. holciforme* по наблюдению 24 V 1979. Цветение началось в 22.15 при температуре 20.5° и влажности 60%, раскрылся один цветок. Спустя 1 ч раскрылся еще один цветок, и еще через 1 ч — два цветка. В 0.45 при температуре 18.5° и влажности 50% раскрылся один цветок и на этом цветении прекратилось. На отмеченном соцветии, таким образом, всего раскрылось 5 цветков. Низкая интенсивность суточного цветения (по три раскрывшихся цветка) сохранилась и в последующие два дня.

В 1977 г. цветение *P. holciforme* продолжалось с 22 мая по 12 июня. Начало цветения в течение суток было несколько сдвинуто на более ранние (вечерние) часы — 19.00—20.00. Конец ночного цветения не был зафиксирован.

Таким образом, в отличие от *P. virescens*, цветущего в утренние часы, *P. holciforme* является ночным и отчасти вечерним злаком. Общий для обоих видов признак — очень низкая интенсивность цветения, которую, возможно, следует рассматривать как один из родовых биологических признаков.

Полученные нами данные не только дают новый фактический материал по анэкологии злаков, но и полностью подтверждают сделанный ранее вывод о том, что суточный ритм цветения злаков — наследственно закрепленный признак, характерный для вида. Изменчивость его проявляется лишь в ограниченных пределах и поэтому он может использоваться как дополнительный признак при комплексном решении спорных вопросов таксономии злаков.

Банникова В. А. (1964а). О цветении луговых злаков. Уч. зап. Пермск. гос. унив., 114. — Банникова В. А. (1964б). Некоторые вопросы биологии и экологии цветения и опыления злаков. Автореф. канд. дис. Пермь. — Борисова Л. Ф. (1975). Суточная ритмика цветения некоторых северокавказских видов рода *Alopecurus*. Деп. в ВИНТИ 20 X 1975, № 3037-75. — Борисова Л. Ф. (1976). Род *Alopecurus* L. во флоре Северного Кавказа. Автореф. канд. дис. Киев. — Курченко Е. И. (1967). К биологии цветения и семенного размножения лисохвоста влагалищного. Бюл. Гл. бот. сада АН СССР, 53. — Курченко Е. И. (1967). Строение, экология и фитоценотическая роль лисохвоста влагалищного. Автореф. канд. дис. М. — Пономарев А. Н. (1964). Цветение и опыление злаков. Уч. зап. Пермск. гос. унив., Биология, 114. — Пономарев А. Н. (1966). Некоторые приспособления злаков к опылению ветром. Бот. ж., 51, 1. — Пономарев А. Н. (1969). О роли суточной периодичности опыления в симпатрическом видообразовании у злаков. В кн.: Вопросы антропоэкологии. Л., Наука. — Пономарев А. Н., Прокудин Ю. Н. (1975). Динамическая анемофилия злаков и ее значение для таксономии и видообразования. Бюл. МОИП, 80, отд. биол., 4. — Пономарев А. Н., Русакова М. Б. (1968). Суточная ритмика опыления и видообразование у злаков. Бот. ж., 53, 10. — Прокудин Ю. Н. (1975). К вопросу о связи суточной ритмики опыления с видообразованием у злаков. В кн.: Флора, систематика и филогения растений. Киев, Наукова думка. — Прокудин Ю. Н., Вовк А. Г., Петрова О. А., Ермоленко Е. Д., Верниченко Ю. В. (1977). Злаки Украины. Киев, Наукова думка.

Харьковский государственный университет.

Получено 12 III 1981.

УДК 56 : 581 : 551.794 (470.42)

Н. В. Благовещенская

К ИСТОРИИ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА УЛЬЯНОВСКОГО ПРЕДВОЛЖЬЯ В ГОЛОЦЕНЕ

N. V. BLAGOVESHCHENSKAYA. A CONTRIBUTION TO THE HISTORY OF THE
VEGETATIONAL COVER OF THE ULIANOVSK PREVOLZHNYE IN THE HOLOCENE

Рассматриваются спорово-пыльцевые диаграммы двух болот, расположенных в центральной и северной частях Ульяновского Предволжья. В результате интерпретации спорово-пыльцевых данных восстанавливаются основные этапы развития растительности этих районов в голоцене. Делается вывод, что первичной (доагрикультурной) растительностью были сосново-березовые и сосново-широколиственные леса.

Голоценовая история растительности Ульяновского Предволжья мало изучена. Лишь в недавнее время (Благовещенский, Благовещенская, 1978) торфяные отложения болот этой территории подверглись спорово-пыльцевым исследованиям. Особый интерес представляют торфяники, расположенные в тех районах, для которых до сих пор остается спорным характер первичной (доагрикультурной) растительности. К таким районам принадлежат северная и отчасти центральная части Ульяновского Предволжья.

В пояснительном тексте к «Карте растительности европейской части СССР» (1950) говорится, что эту территорию в доагрикультурное время сплошь покрывали чистые широколиственные леса с господством дуба. Из пояснительного текста к «Геоботанической карте СССР» («Растительный покров СССР», 1956) тоже можно понять, что коренной формацией на данной территории считаются дубовые леса. В. В. Благовещенский (1971), исследовавший лесную растительность центральной части Приволжской возвышенности, полагает, что преобладающими здесь были сосново-широколиственные леса (сосна—дуб). В настоящее время, согласно флористическому районированию Ю. А. Пчелкина (1974), этот район относят к лесостепному.

В рассматриваемом районе находится небольшое болото Верхнее Бритвенное (2 га), торфяную залежь которого мы исследовали на ботанический и спорово-пыльцевой составы. Это болото расположено в 4 км к северо-западу от с. Стемас Вешкаймского р-на на Свияго-Барышском водоразделе. С востока, севера и запада болото окружает смешанный лес, с южной стороны примыкает

поле. Болото мохового типа. Центральная часть его представлена сфагновыми ценозами, периферию занимает зона лагга. Моховые группировки центральной части болота имеют олигомезотрофный характер и представлены следующими ассоциациями и комбинациями: асс. *Carex limosa* — *Sphagna*; *Carex limosa* — *Oxycoccus palustris* — *Sphagna*; комб. *Salix lapponum* — *Carex lasiocarpa* + *Carex rostrata* — *Sphagna*. Сфагновый покров сложен пятью видами сфагнов: *Sphagnum flexuosum* Dozy et Molk., *S. angustifolium* (Russ.) C. Jens., *S. fallax* (Klinggr.) Klinggr., *S. squarrosum* Crome, *S. riparium* Aongstr.

Торфяная залежь в центральной части болота достигает 3.5 м. Она имеет следующее строение

Вид торфа	Глубина, м
Сфагновый переходный торф, степень разложения 5—10%	0—0.80
Осоково-сфагновый переходный торф, степень разложения 20%	0.80—1.00
Сфагновый переходный торф, степень разложения 5—10%	1.00—1.40
Древесно-сфагновый переходный торф, степень разложения 10%	1.40—1.60
Сфагновый переходный торф, степень разложения 10%	1.60—2.00
Древесно-сфагновый переходный торф, степень разложения 20%	2.00—2.20
Пушицево-сфагновый торф, степень разложения 30%	2.20—2.70
Березо-пушицевый торф, степень разложения 40%	2.70—3.00
Сфагновый переходный торф, степень разложения 25%	3.00—3.20
Гипновый переходный торф, степень разложения 10%	3.20—3.40
Суглинок	3.40 и ниже

Таким образом, торфяная залежь переходного типа, топяного вида строения.

Результаты спорово-пыльцевого анализа оформлены в виде пыльцевых диаграмм, при построении которых использовался метод равномасштабных диаграмм А. Н. Сладкова (1967). Спорово-пыльцевая диаграмма (рис. 1) свидетельствует о том, что началом образования болота следует считать конец бореального периода (ВО) (~8000 лет назад). Бореальный период представлен самыми нижними слоями залежи из гипнового переходного и сфагнового переходного торфов (от дна болота до глубины 3 м). Этот отрезок диаграммы можно синхронизировать с зоной 8 среднерусского типа пыльцевых диаграмм (Нейштадт, 1957). Ботанический анализ придонных отложений говорит о том, что болото Верхнее Бритвенное образовалось путем заболачивания небольшой, но глубокой котловины в лесу. Начало этому процессу положили зеленые мхи (рис. 1). На окружающей территории господствовали разреженные сосново-березовые леса.

Граница бореального и атлантического периодов (ВО/АТ) выражена на пыльцевой диаграмме довольно четко и определяется по методу Н. А. Хотинского (1977) максимумом пыльцы сосны и увеличением пыльцы широколиственных пород. Анализ пыльцевых спектров и строения торфяной залежи показывает, что в начале атлантического периода (АТ—1) на окружающей территории происходило уменьшение роли сосново-березовых древостоев и все большее распространение получали широколиственные породы (дуб, липа, вяз). Этот отрезок диаграммы синхронизируется с зоной 7. Породы смешанного дубового леса получили наибольший расцвет во вторую половину атлантического периода (зона 6 по Нейштадту, АТ-2 — по Блитту-Сернандеру). В это же время отмечается максимальное развитие орешника. На самом болоте господствовали пушицево-сфагновые ассоциации. Из сфагновых мхов преобладали *Sphagnum centrale* C. Jens. и *S. angustifolium*. Кроме того, в травяном ярусе была довольно обильна клюква болотная *Oxycoccus palustris* Pers., так как во всех пробах торфа присутствует примесь ее пыльцы (до 4%). В образце с глубины 2 м были найдены одно пыльцевое зерно *Lobelia dortmanna* L. (в настоящее время на территории Ульяновской обл. этот вид не встречается) и пыльцевые зерна *Betula pubescens* Ehrh. и рода *Salix* L.

Граница между атлантическим и суббореальными периодами намечается на глубине 1.40 м по уменьшению пыльцы широколиственных пород. На рис. 1 это соответствует уровню падения кривой пыльцы вяза и началу подъема кривой пыльцы сосны. Таким образом, на окружающей территории вследствие общего похолодания климата происходила смена широколиственных и сосново-широколиственных лесов сосново-березовыми. Эту фазу развития лесов можно

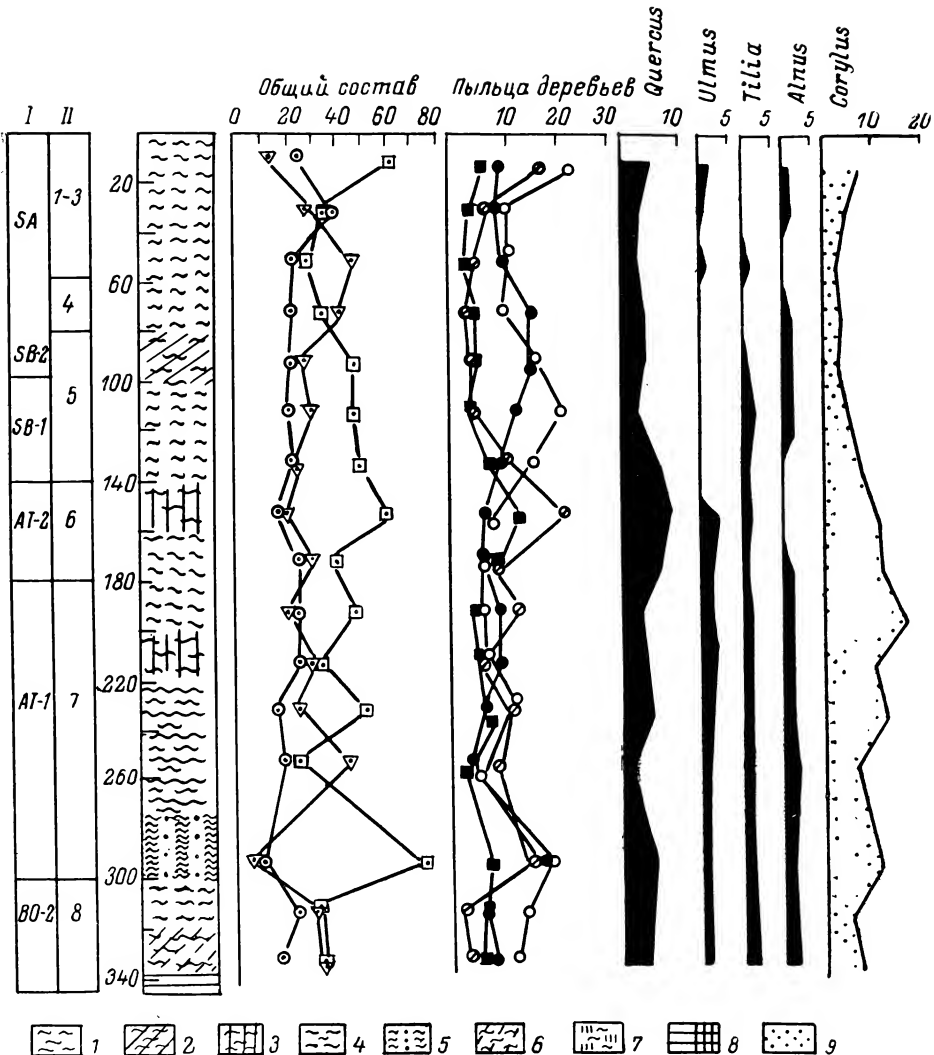


Рис. 1. Спорово-пыльцевая диаграмма болота Верхнее Бритвенное.

По оси ординат — глубина взятия проанализированных образцов (см), по оси абсцисс — процентное содержание всех компонентов спектра. Здесь и на рис. 2: периодизация голоцена (колонка слева): I — периоды по Блитту—Сернандеру (SA — субатлантический, SB — суббореальный, AT — атлантический, BO — бореальный); II — зоны по М. И. Нейштадту. Торфа (переходные): 1 — сфагновый, 2 — осоково-сфагновый, 3 — древесно-сфагновый, 4 — пушицево-сфагновый, 5 — березово-пушицевый, 6 — гипновый, 7 — шейхцериево-сфагновый, 8 — суглинок, сапропель; 9 — песок; 10 — пыльца папоротников; 11 — сумма пыльцы деревьев; 12 — сумма пыльцы трав; 13 — сумма спор; 14 — породы смешанного дубового леса; 15 — *Pinus sylvestris*; 16 — *Betula pendula*; 17 — *Betula pubescens*; 18 — *Sphagnum*; 19 — *Bryales*.

синхронизировать с зоной 5, для которой характерно сближение кривых пыльцы древесных пород (Нейштадт, 1957). На самом болоте в это время уменьшалось участие *Betula pubescens* и увеличивалось участие видов рода *Salix*, из которых наиболее обильна *S. lapponum* L. В травяном ярусе господствовали *Carex limosa* L., *Eriophorum vaginatum* L., *Oxycoccus palustris*, на окраинах болота — *Calamagrostis canescens* (Web.) Roth, *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud. В моховом ярусе преобладал мезоэвтрофный вид сфагнума — *Sphagnum squarrosum* — с небольшой примесью олигомезотрофных видов — *S. flexuosum*, *S. angustifolium*. Нижняя граница суббореальных отложений датируется 4500—5000 лет назад. Суббореальный период подразделяется на две зоны. Для первой (SB—I) характерны уменьшение роли широколиственных пород (выпадение вяза) и господство сосновых и березовых древостоев (Хотинский, 1977). На

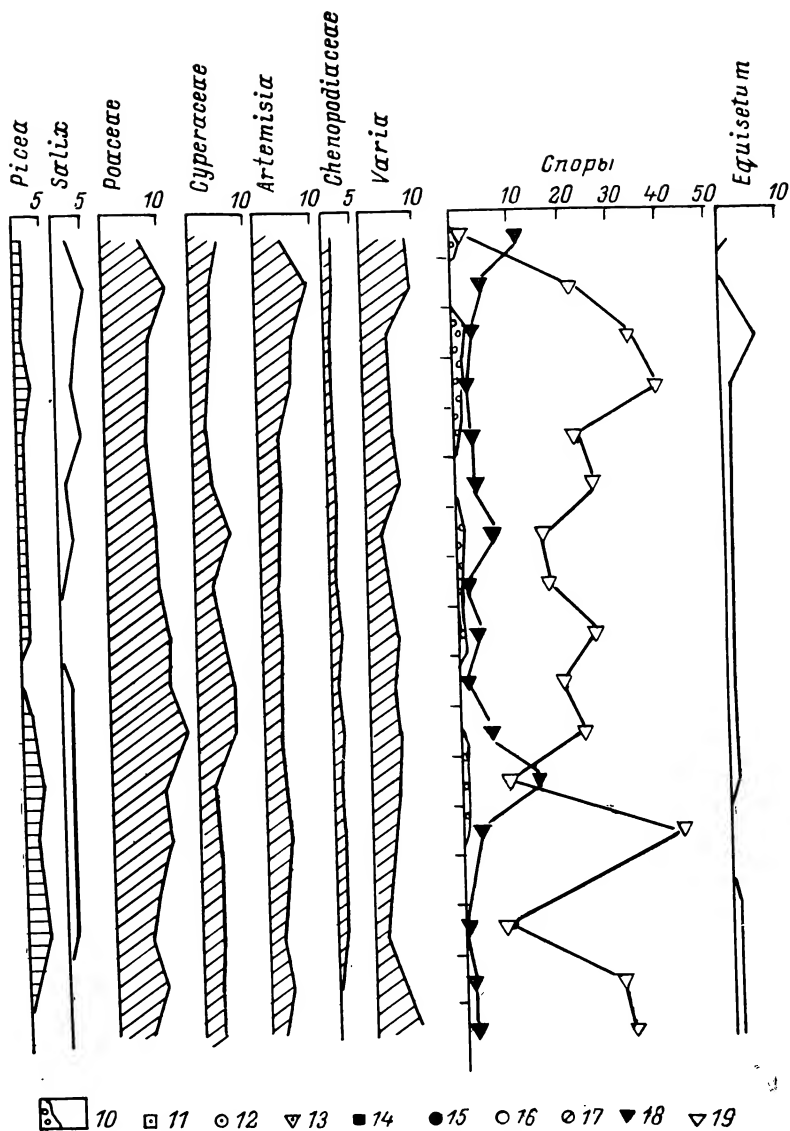


Рис. 1 (продолжение).

диаграмме этой зоне соответствует торфяная залежь до глубины 1 м, для второй (SB-2) — увеличение роли еловых лесов.

Во второй половине суббореального периода отмечается минимум пыльцы пород смешанного дубового леса и орешника. Это произошло в результате поздне-суббореального похолодания (Chotinskij, 1976). Этим же объясняется и увеличение участия сосны и ели по сравнению с березой.

Граница SB/SA проводится примерно на глубине 0.60—0.80 м, которая на данной диаграмме выражена довольно слабо (возраст 2200—2500 лет). В субатлантический период в лесах резко увеличивается роль *Betula pendula* Roth, несколько возрастает участие широколиственных пород и уменьшается роль сосны. Последнее связано с начавшейся интенсивной хозяйственной деятельностью человека на Приволжской возвышенности, проявившейся в вырубке древесных пород (главным образом сосны) и распахке территорий. В связи с этим увеличивается содержание пыльцы полыней. На болоте господствует та же растительность, что и в настоящее время.

Таким образом, судя по спектрам пыльцы и спор и по стратиграфии торфяной залежи, пыльцевая диаграмма болота Верхнее Бритвенное несет характер-

ные черты диаграмм среднерусского типа (Нейштадт, 1957). Однако имеются некоторые специфические черты, связанные с эдафическими особенностями Ульяновской обл. Эти черты нашли выражение в подчиненном положении пыльцы ели и ольхи в среднем и позднем голоцене.

Из всего сказанного можно сделать вывод, что первичной (доагрикультурной) растительностью исследуемого района были сосново-березовые и сосново-широколиственные леса. Из широколиственных пород наибольшее распространение имел дуб. Наши данные подтверждают справедливость мнения Благовещенского (1971), что в коренной растительности никакой лесостепи на Приволжской возвышенности не было, т. е. она имеет антропогенное происхождение.

Если центральная часть Ульяновского Предволжья всеми исследователями считалась в прошлом лесной и разногласия были лишь в признании господства тех или иных пород, то характер растительного покрова северной части является спорным. Еще С. И. Коржинский (1891), выделяя фитогеографические области, отнес всю северную половину Симбирской губернии к району, где первичными он считал луговые степи. Затем эта территория вступила в период облесения луговых степей дубовыми лесами. А. П. Ильинский (1925) считает, что северная половина Приволжской возвышенности в прошлом была занята широколиственными, главным образом дубовыми лесами. Согласно пояснительному тексту к «Геоботанической карте СССР» («Растительный покров СССР», 1956), растительность северной половины Ульяновского Предволжья представляет собой широколиственные леса (при господстве дуба), которые сплошь покрывали эту территорию. Имеется мнение (Сидорук, 1953), что первичными для этой территории были чистые сосновые леса. Сосново-широколиственные леса считаются производными. На карте растительного покрова Средневожского края И. И. Спрыгин (1931) для этой территории показал только луговые степи, существующие с доагрикультурного времени без изменений (с IV в. до н.э.). Благовещенский (1971) считает, что луговые степи в этом районе вторичны и появились на месте сведенных широколиственных и сосново-широколиственных лесов (сосна-дуб), но потом они были полностью распаханы. В северной части Ульяновского Предволжья в качестве объекта нашего исследования был выбран торфяник Маклаушинский Майнского р-на. Он находится в 5 км к юго-западу от с. Старые Маклауши в блюдцеобразном суффозионном понижении на Свяго-Барышском водоразделе. С северо-западной стороны болота — вырубка, заросшая орешником, с юго-восточной — вырубка, заросшая осиной и березой. Торфяник округлой формы, площадью 100 га. Он разработан, вследствие этого современная его растительность вторична. При геоботаническом обследовании на болоте выделены следующие ассоциации. С северной, северо-западной, западной и юго-западной сторон — ассоциация *Calamagrostis canescens* — *Sphagna*. Единично встречаются деревца *Betula pubescens*. В северо-восточной части болота растительность представлена ассоциацией *Phragmites australis* — *Calamagrostis canescens* — *Sphagna*, в юго-восточной — ассоциацией *Calamagrostis canescens* — *Comarum palustre* — *Sphagna*. Сфагновый покров слагают следующие виды: *Sphagnum cuspidatum* Ehrh. ex Hoffm., *S. centrale*, *S. fallax*, *S. squarrosum*, *S. girgensohnii* Russ., *S. fimbriatum* Wils., *S. majus* (Russ.) C. Jens.

Мощность торфяной залежи невелика — 1 м, но если учесть интенсивные торфозаготовки, то надо допустить, что в прошлом она была значительно больше.

Разрез вскрыл следующие виды торфа:

Вид торфа	Глубина, м
Сфагновый переходный, степень разложения 10—15%	0—0.25
Осоково-сфагновый переходный, степень разложения 15—20%	0.25—0.45
Шейхцериево-сфагновый, степень разложения 25%	0.45—0.55
Древесно-сфагновый переходный, степень разложения 30—50%	0.55—0.85
Торфянистый сапропель	0.85—0.95
Песок	0.95 и ниже

Таким образом, торфяная залежь переходного типа, топяно-лесного вида строения.

Результаты спорово-пыльцевого анализа оформлены в виде равномасштаб-

ных пыльцевых диаграмм (рис. 2). Из них видно, что на протяжении всего существования болота из древесных пород здесь присутствовала *Betula pubescens*. Поскольку *B. pendula* и *B. pubescens* имеют довольно различную экологию (*B. pubescens* растет преимущественно по болотам, сырым лесам), нам кажется правомерным разграничение их на пыльцевой диаграмме. В противном случае истинное участие березы в составе окружающих лесов может оказаться сильно завышенным.

Процентное содержание пыльцевых зерен деревьев, трав и спор (рис. 2) на протяжении всей истории существования торфяника говорит о том, что спорово-пыльцевой спектр типично лесного типа. Максимум пыльцы *Pinus sylvestris* L. (при минимуме пыльцы *Betula pendula*), резкое увеличение участия широколиственных пород и ольхи, максимальное для всей залежи количества пыльцы трав, а также характерный выступ кривой спор папоротников позволяют отнести начало образования данного болота к бореально-атлантическому контакту (ВО/АТ), который датируется в 8000 лет.

В атлантический период шло накопление торфа с глубины 0.50 до 1 м. По развитию растительности период четко разделяется на две зоны (АТ-1, АТ-2). Для первой характерно развитие многоярусных широколиственных лесов из вяза, липы, дуба, орешника (рис. 2).

Атлантический период — это климатический оптимум голоцена. Он рассматривается как сравнительно влажный и наиболее теплый этап послеледникового времени. Вследствие этого в отложениях торфа этого времени находится максимум пыльцы деревьев. Наибольшее развитие в атлантический период получили березовые леса. Господство их по сравнению с сосновыми — локальная черта диаграммы Маклаушинского торфяника, связанная с действием эдафического фактора (почвы этого района богаты темные лесные, тяжелосуглинистые). Это время синхронизируется с зоной 7 Нейштадта.

Отложения второй зоны атлантического периода выделяются на глубине 0.70 м по начавшемуся подъему кривой пыльцы ели. Это время соответствует зоне 6. Для нее характерны уменьшение участия пыльцы сосны, березы, некоторое уменьшение общего количества пыльцы деревьев и увеличение пыльцы трав.

Граница между атлантическим и суббореальными периодами на диаграммах выделяется довольно четко на глубине 0.50 м по выпадению пыльцы вяза и резкому снижению пыльцы орешника и пород смешанного дубового леса (рис. 2). Эта граница датируется в 4500—5000 лет. На диаграмме для этого времени характерно сближение кривых пыльцы деревьев. Суббореальный период (согласно Chotinskij, 1976) делится на три разнородных климатических этапа: раннесуббореальное похолодание, среднесуббореальное потепление, поздне-суббореальное похолодание и увеличение влажности климата. Из них на нашей диаграмме представлены два, так как верхние слои залежи сняты вследствие производимых торфопеработок. Раннесуббореальное похолодание (до 4200 лет назад) представлено на диаграммах до глубины 0.20 м. Этот период отличается резким сокращением рода *Ulmus* L., уменьшением роли широколиственных пород. На диаграмме глубине 0.40 м соответствует минимум пыльцы пород смешанного дубового леса, этот уровень связан с господством березовых и сосновых древостоев. Этот период синхронизируется с зоной 5. На этом же уровне находится максимум спор папоротников и отмечается увеличение пыльцы вересковых. Раннесуббореальное похолодание сменяется среднесуббореальным потеплением (3400—4200 лет назад) с глубины 0.20 м (и выше), для которого характерен повторный расцвет широколиственных пород. Здесь же находится максимум пыльцы разнотравья, полыни, злаков. Этот этап условно можно рассматривать как ксеротермический, однако никакого сдвига границ между лесом и степью здесь, естественно, не происходит.

На этом данные по истории растительности обрываются, но нетрудно представить, что под воздействием интенсивной хозяйственной деятельности человека на природу Приволжской возвышенности, начало которой следует датировать примерно 3 тыс. лет назад, первичные леса в этом регионе были сведены.

В настоящее время северная часть Ульяновского Предволжья, согласно

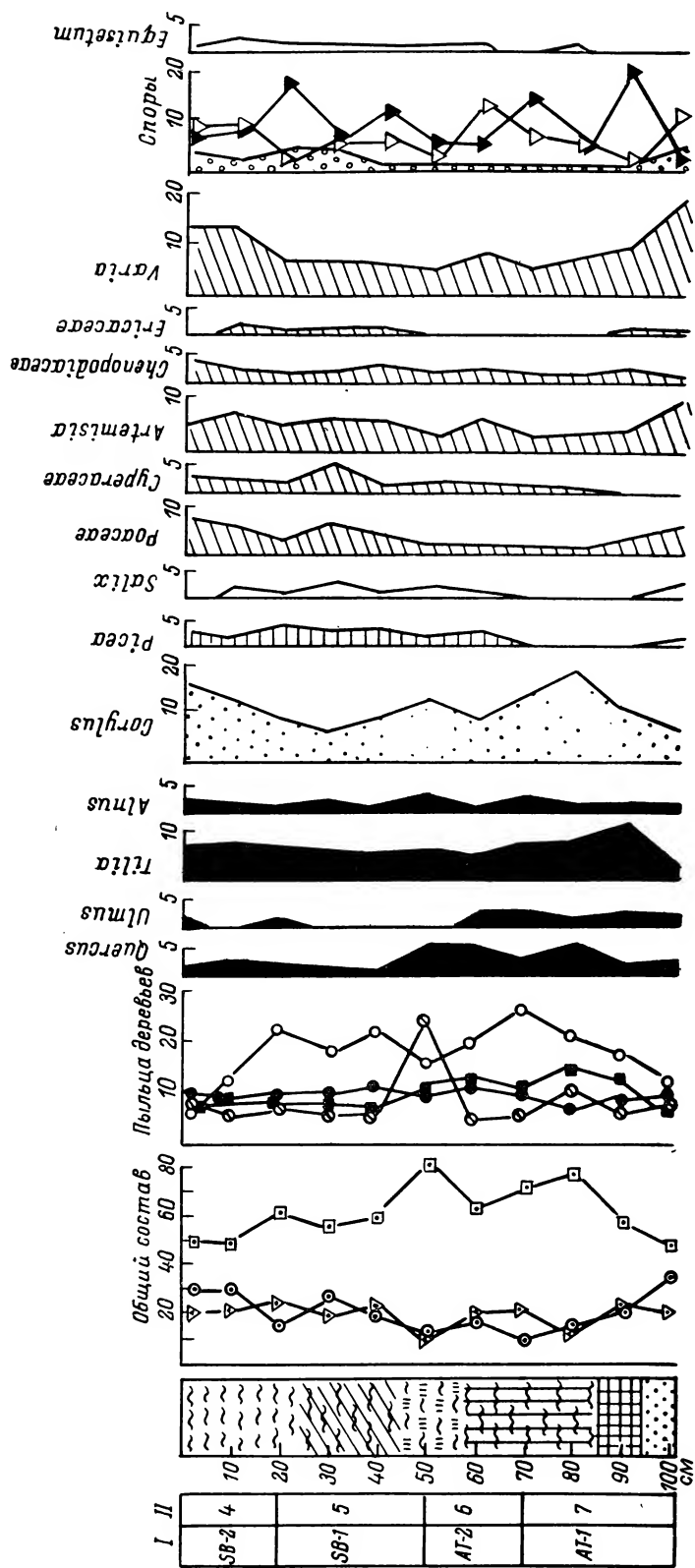


Рис. 2. Спорно-пыльцевая диаграмма торфяника Маклаушинского.

флористическому районированию Ульяновской обл. Пчелкина (1974), относится к степной.

В целом можно сделать вывод, что первичной растительностью на данной территории были сосново-березовые и сосново-широколиственные леса, причем из широколиственных пород господствовала липа, а не дуб.

Выводы, полученные при интерпретации спорово-пыльцевых диаграмм болота Верхнее Бритвенное и торфяника Маклаушинского, можно использовать при разработке рекомендаций по охране и восстановлению растительности этих территорий.

ЛИТЕРАТУРА

Благовещенский В. В. (1971). Лесная растительность центральной части Приволжской возвышенности. Докт. дис., М. — Благовещенский И. В., Благовещенская Н. В. (1978). К характеристике болот Ульяновского Предволжья. Бот. ж., 63, 12. — Ильинский А. П. (1925). Климат, растительность и животный мир Поволжья. В кн.: Поволжье. Путеводитель. Л., Ленгиз. — Карта растительности европейской части СССР. Пояснительный текст. (1950). М.; Л., Изд. АН СССР. — Коржинский С. И. (1891). Северная граница черноземно-степной области восточной полосы Европейской России в ботанико-географическом и почвенном отношении. II. Фитогеографические исследования в губерниях Симбирской, Самарской, Уфимской, Пермской и отчасти Вятской. Тр. Общ. естествоисп. при Казанск. унив., 22, 6. — Нейштадт М. И. (1957). История лесов и палеогеография СССР в голоцене. М., Изд. АН СССР. — Пчелкин Ю. А. (1974). Ботанико-географический анализ флоры Ульяновской области. Канд. дис., М. — Растительный покров СССР. (1956). Пояснительный текст к «Геоботанической карте СССР». 1—2. М.; Л., Изд. АН СССР. — Сидорук И. С. (1953). Основные черты растительности Среднего Поволжья. Автореф. докт. дис., Л. — Сладков А. Н. (1967). Введение в спорово-пыльцевой анализ. М., Наука. — Спрыгин И. И. (1931). Растительный покров Средневолжского края. Самара—М., Госиздат. — Хотинский Н. А. (1977). Голоцен Северной Евразии. М., Наука. — Chotinskij N. A. (1976). Archäologisch-paläogeographische Forschungen in Zentrum des Russischen Ebene. Zs. Archäologie, 2.

Ульяновский
государственный педагогический институт.

Получено 14 XI 1980.

УДК 578.088.1 : 582.29

А. В. Домбровская

О ХИМИЧЕСКИХ ПРИЗНАКАХ

У *STEREOCAULON ARCTICUM* (*STEREOCAULACEAE*)

A. V. DOMBROVSKAYA. ON THE CHEMICAL PROPERTIES IN *STEREOCAULON ARCTICUM* (*STEREOCAULACEAE*)

Были рассмотрены 29 образцов, относящихся к 3 близким видам рода *Stereocaulon*, и сделана попытка найти их морфологические различия, соответствующие химическим. Были сопоставлены морфологические и химические признаки, но связь между ними не была установлена. Химические признаки по своей систематической ценности были приравнены к любому рядовому морфологическому признаку, а два вида — *S. arcticum* и *S. arenarium* — объединены в один вид.

Для разграничения видов лишайников широко применяются химические признаки — наличие той или иной лишайниковой кислоты. Некоторые виды рода *Stereocaulon* (Schreb.) Hoffm. различаются между собой только по химическим признакам. К таким видам относятся *S. arcticum* Lynge и *S. arenarium* (Savicz) Lamb из секции *Denudata* Jatta. *S. arcticum* был описан Люнге в 1938 г. с о. Ян-Майен. *S. arenarium* был описан В. П. Савичем в качестве формы *S. denudatum* var. *pulvinatum* f. *arenarium* Savicz в 1923 г. с п-ова Камчатка. Однако другой автор (Lamb, 1969; Ламь, 1970) первоначально отождествлял его с *S. arcticum*, но в дальнейшем (Lamb, 1972) на основании содержания лишайниковых кислот выделил f. *arenarium* в качестве особого вида — *S. arenarium* (Savicz) Lamb. К этим двум видам примыкает также другой таксон — *S. vesuvianum* var. *nodulosum* f. *depressum* (Magn.) Lamb, который «морфологически весьма напоминает *S. arcticum* Lynge» (Lamb, 1972 : 2), но отличается от него

химически. Таким образом, основным различием между этими таксонами считается содержание разных лишайниковых кислот (Lamb, 1972, 1977, 1978): *S. arcticum* и *S. vesuvianum* содержат стиктовую кислоту и от парафенилендиамина становятся красновато-оранжевыми, *S. arenarium* содержит парферилиновую кислоту и от парафенилендиамина слабо желтеет. В нашу задачу входило по возможности выяснить, что собой представляют *S. arcticum* и *S. arenarium* и какова систематическая ценность такого признака, как содержание той или иной лишайниковой кислоты, хотя бы в применении к этим видам. В отношении же *S. vesuvianum* var. *nodulosum* f. *depressum* мы имеем мало материала и пока выводов сделать не можем.

По распространению *S. arcticum* и *S. arenarium* особо не различаются. *S. arcticum* — циркумполярный вид, произрастающий в Восточной и Западной Гренландии, на Шпицбергене, о. Ян-Майен, в Исландии, на Фарерских островах, в Швеции, Норвегии, СССР (Печенга, Западная Сибирь?, Новая Земля, Камчатка, Дальний Восток?), на Аляске, на западе Арктической Канады (Lamb, 1977). Мы изучили сборы с Камчатки и из Мурманской обл. (п-ов Рыбачий). *S. arenarium* имеет несколько более узкое распространение, он растет в Гренландии, на о. Ян-Майен, на Камчатке, Аляске, в Канаде. Мы изучили образцы из Исландии, с Чукотки, Камчатки и о. Врангеля.

Мы считаем, что если химический признак отражает генетическую сущность вида, то он должен проявляться в какой-то степени или в его морфологии, или хотя бы в распространении. Распространение этих видов особые различия не показывает, что же касается морфологии, то Б. П. Васильков в своей работе, посвященной виду у шляпочных грибов, высказал следующую интересную мысль о роли морфологических признаков в систематике этой группы (1958 : 92): «Морфологические признаки — результирующая всех остальных признаков; морфа (форма) всегда более или менее полно соответствует содержанию и зависит от него». Следуя Василькову, можно считать, что и у лишайников химические признаки, не сопровождающиеся морфологическими, не отражают качественной сущности вида и не могут иметь систематической ценности.

Мы обследовали 29 довольно однородных образцов лишайников, которые по цвету дерновинок, форме филлокладиев и характеру роста были предварительно отнесены к *S. arcticum* или *S. arenarium*. 4 образца были собраны на Камчатке в 1908—1909 гг. В. П. Савичем, 16 — на Чукотке в 70-х годах И. И. Макаровой и А. Е. Катениным, 6 — в Мурманской обл. (п-ов Рыбачий) в 1978 г. А. В. Домбровской, 1 — на о. Врангеля в 1938 г. Б. Н. Городковым и 1 — в Исландии в 1948 г. З. Черногорским (гербарий Национального музея в Праге). При дальнейшем определении с использованием работ I. Lamb (1969, 1978) они со значительными натяжками распределились между *S. arcticum* (8 образцов), *S. arenarium* (16 образцов) и *S. vesuvianum* var. *nodulosum* f. *depressum* (5 образцов). Исследовали их морфологические и химические признаки.

В морфологическом отношении наши образцы могут быть разделены на две постепенно переходящие друг в друга группы. С одной стороны стоит тип *S. arenarium*—*S. arcticum*, характеризующийся рыхлыми, отмирающими снизу, растущими на рыхлой почве дерновинками с радиальным расположением филлокладиев и боковых ответвлений, с преобладанием бородавковидных филлокладиев. Сюда относится часть образцов, определенных как *S. arenarium* (с Камчатки, Чукотки и из Исландии) и *S. arcticum* (1 образец с Камчатки), — всего 9 образцов. С другой стороны стоит тип *S. vesuvianum* var. *nodulosum* f. *depressum*, образующий плотные, иногда корковидные подушечки, довольно прочно прирастающие к субстрату, с дорсивентральным строением псевдоподиев; сюда относятся все 5 образцов *S. vesuvianum*. Все остальные образцы располагаются между этими группами, в той или иной степени приближаясь к первой или второй.

В химическом отношении все образцы делятся на 3 группы.¹ Первая группа объединяет 16 образцов, в которых с помощью тонкослойной хроматографии

¹ Хроматограммы 12 образцов сделаны И. А. Шапиро в 1979 г., 6 — А. П. Равинской в 1978 г., за что я выражаю им свою глубокую благодарность. Для 11 образцов пришлось ограничиться определением реакции с парафенилендиаминном Pd.

были обнаружены только атранорин и неидентифицированные вещества. Под воздействием Pd обработанные участки принимали желтый цвет, без какого-либо оранжевого или красного оттенка. Эта группа образцов соответствует *S. arenarium*. Сюда вошли 12 сборов с Чукотки, 2 с Камчатки, образец с о. Врангеля и образец из Исландии. 8 из этих образцов типичны и в морфологическом отношении, прочие носят переходный характер.

Ко второй группе относятся 3 образца, в которых была обнаружена, кроме атранорина, лобаровая кислота. Эту кислоту иногда находят у представителей *S. vesuvianum*. Эта химическая группа состоит из трех образцов с Чукотки и определяется как *S. vesuvianum* var. *nodulosum* f. *depressum*. От Pd образцы также только желтели, что свидетельствует об отсутствии в них стиктовой кислоты. К сожалению, хроматограммы были сделаны только для 3 образцов из 5, но четвертый образец f. *depressum* от Pd также только пожелтел. Отсутствие стиктовой кислоты в этих образцах идет вразрез с литературными данными (Lamb, 1978), по которым для *S. vesuvianum* она характерна.

Третья группа соответствует образцам, содержащим стиктовую кислоту, от Pd принимающим ярко-оранжевую окраску. Сюда должны быть отнесены все образцы, определенные как *S. arcticum*, — один с Камчатки, один (при первом определении, во второй раз реакция не подтвердилась) — с Чукотки, все 6 образцов — с п-ова Рыбачий и один — *S. vesuvianum* var. *nodulosum* f. *depressum* — с Чукотки.

Как видно из вышеизложенного, химическая граница между образцами не совпадает с морфологической. Посмотрим, какова систематическая ценность морфологических признаков, разделяющих *S. arenarium* и *S. arcticum*.

При разграничении видов секции *Denudata* Jatta обычно принимают во внимание характер субстрата (почва, камень, мхи), форму роста (подушечка, дерновинка), способ прикрепления (прочно прирастает или отмирает снизу), развитие войлочного покрова, форму филлокладиев и цефалодиев, содержание в последних той или иной водоросли² и, как указывалось выше, содержание тех или иных лишайниковых кислот (Dahl, 1950; Dahl, Krog, 1973; Lamb, 1969, 1977, 1978). Однако как на основе литературных данных, так и по нашим наблюдениям четкая морфологическая граница между *S. arcticum*, *S. arenarium* и *S. vesuvianum* var. *nodulosum* f. *depressum* отсутствует. В особенности расплывчаты здесь признаки, связанные с формой роста и характером прикрепления лишайника.

Исследованные растения произрастают на сформированной или щебнистой почве, мелких или крупных, голых или замшелых камнях, слабо или прочно сростаются с субстратом и образуют всецело в зависимости от его характера рыхлые или довольно плотные дерновинки или подушечки, причем основания их псевдоподециев или отмирают, или прирастают к субстрату, или, теряя филлокладии и войлочек, внедряются в виде тонких, черноватых, иногда как бы продольно поцарапанных побегов в субстрат между мелкими камешками или мхами. Псевдоподеции в рыхлых дерновинках имеют радиальное или слабо выраженное дорсивентральное расположение филлокладиев и боковых ответвлений, лишь по краям оно дорсивентральное. У более плотных дерновинок и у подушечек строение обычно дорсивентральное. Это явление сопровождается и изменением формы филлокладий. При радиальном строении большинство филлокладиев имеет бородавковидную форму с мелкобугорчатой поверхностью и плохо выраженными центрами, так характерными для всей секции. Филлокладии обычно собраны в более или менее обособленные группки. Центры филлокладиев в том случае, если они выражены, обычно плоские, пятнышковидные; края филлокладиев не вздутые (тип *S. arenarium*—*S. arcticum*). При более плотном типе роста филлокладии начинают располагаться на стволиках и боковых веточках дорсивентрально, форма их становится чешуевидно-бородавковидной или бородавковидно-чешуевидной, в крайних своих проявлениях приближается к форме филлокладиев типа *S. vesuvianum*. В этом случае филлокладии становятся чешуевидными, с хорошо выраженным неправильным, вда-

² Признак, в настоящее время отрицаемый (Lamb, 1977, 1978).

ленным зеленовато-серым центром и с толстыми извилистыми вздутыми прерывающимися краями. При хорошо развитых центрах подушечки или дерновинки обычно становятся более темными, сероватыми, тогда как при слабо выраженных центрах они беловатые. В суровых условиях Крайнего Севера, по-видимому, в малоснежных, открытых ветрам местах на верхней поверхности подушечки филлокладии при плотном расположении на веточках иногда сливаются в почти сплошную кору, края их сглаживаются, центры не выражены или неясно пятновидные, границы между отдельными филлокладиями иной раз прослеживаются только в виде тонких линий. Таким образом, все эти признаки тесно связаны с условиями местообитания.

Другая группа морфологических признаков более постоянна и характерна почти для всех исследованных нами образцов вне зависимости от принадлежности к тому или иному виду. Сюда относится характер войлочка и строение цефалодиев. Войлочек у них, как правило, беловатый, клочковатый или губчато-клочковатый, хорошо развитый на всем протяжении псевдоподиев и лишь иногда исчезающий на отдельных участках в нижней части (только у двух образцов *S. vesuvianum* var. *nodulosum* f. *depressum* стволики голые или почти голые).

Цефалодии выглядят как мелкие единичные крупинки зеленовато-голубоватого или коричневатого цвета, обычно собранные в небольшие группки, или кучки, или чаще как плотные грозди с крупнозернистой или бугорчатой поверхностью, иногда желатинозные, и всегда содержат представителей рода *Nostoc*. У E. Dahl (1950) есть указание, что он однажды видел у *S. arcticum* цефалодии с представителями рода *Stigonema*. *Nostoc* присутствует и в образцах, отнесенных нами к *S. vesuvianum* var. *nodulosum* f. *depressum*. Цефалодии обычно располагаются с нижней поверхности подушечки на стволиках и боковых ответвлениях, среди войлочка, но иногда, в частности у f. *depressum* (3 образца из 5), видны и с верхней поверхности, где образуют временами довольно большие скопления. Кроме *Nostoc*, на псевдоподиях часто присутствует также и *Stigonema*, которая обычно очень хорошо заметна на поверхности филлокладиев в виде тонких черных нитей. Иногда она даже образует маленькие кустики на поверхности филлокладиев.

Апотеции почти во всех исследованных образцах отсутствуют.

Как уже отмечалось выше, морфологические признаки у исследованных нами 29 образцов не были связаны с химическими. Сходные образцы в зависимости от наличия стиктовой кислоты и реакции на Pd определялись то как *S. arcticum*, то как *S. arenarium*, один же образец из Чукотки, определенный сначала как *S. arcticum*, при повторном анализе оказался *S. arenarium*, по-видимому, потому, что анализу подверглась другая часть дерновинки. В нескольких случаях совместно со стиктовой была найдена норстиктовая кислота, в нескольких — неидентифицируемые вещества. Лобариевая кислота, как уже отмечалось, была найдена у образцов *S. vesuvianum* var. *nodulosum* f. *depressum*.

На основании всего сказанного мы делаем следующий вывод. Содержание той или иной лишайниковой кислоты не отражается ни в морфологии, ни в распространении изученных лишайников, поэтому нельзя выделять вид на основании лишь этого признака. Это не означает, что химические признаки вообще не заслуживают внимания — просто им не надо отдавать первенствующую роль.

Таким образом, мы считаем, что *S. arcticum* и *S. arenarium* нужно рассматривать как один вид.

Stereocaulon arcticum Lynge, Skr. Norske Vidensk.-Akad. Oslo, Mat.-Naturv. Kl., № 6 : 69 (1938); Lamb, Novitates system. plant non vascularium, 6 : 223 (1969). — *S. denudatum* var. *pulvinatum* f. *arenarium* Savicz, Notulae system. ex. Inst. Crypt. Horti Bot. Petropol. 2, № 11 : 171 (1923). — *S. arenarium* (Savicz) Lamb, Occas. Papers Farlow Herb. Cryptogamic Bot. 2 : 1 (1972).

Образцы, содержащие стиктовую кислоту, мы предлагаем выделять как химическую расу (ср.: Lamb, 1951 : 554, 555).

В а с и л ь к о в Б. П. (1958). О виде у шляпочных грибов. В кн.: Проблема вида в ботанике, 1. М.; Л., Изд. АН СССР. — Л а м б И. М. (1970). Обзорение рода *Stereocaulon* на Камчатке. Нов. сист. низш. раст., 1969, 6. — С а в и ч В. П. (1923). Описание лишайников семейства *Stereocaulaceae* из Камчатки. Бот. материалы инст. спор. раст., 2, 44. — D a h l E. (1950). Studies in the macrolichen flora of south west Greenland. Meddel. Grønland, 150, 2. — D a h l E., K r o g H. (1973). Macrolichens of Denmark, Finland, Norway and Sweden. Oslo. — Л а м б И. М. (1951). On the morphology, phylogeny, and taxonomy of the lichen genus *Stereocaulon*. Canad. J. Bot., 29. — Л а м б И. М. (1969). *Stereocaulon* Hoffm. nom. cons. In: P o e l t J. Bestimmungsschlüssel Europäischer Flechten. — Л а м б И. М. (1972). *Stereocaulon arenarium* (Savicz) M. Lamb, a hitherto overlooked boreal-arctic lichen. Occas. Pap. Farlow Herb. Crypt. Bot., 2. — Л а м б И. М. (1977). A conspectus of the lichen genus *Stereocaulon* (Schreb.) Hoffm. J. Hattori Bot. Lab., 43. — Л а м б И. М. (1978). Keys to the species of the lichen genus *Stereocaulon* (Schreb.) Hoffm. J. Hattori Bot. Lab., 44.

Полярно-альпийский ботанический сад,
Кировск.

Получено 24 XII 1979.

УДК 581.9 : 582.662

Б. Ш. Шербаев

ОБ АРЕАЛЕ *SALSOLA CHIWENSIS* (*CHENOPODIACEAE*)

B. SH. SHERBAEV. ON THE AREA OF *SALSOLA CHIWENSIS* (*CHENOPODIACEAE*)

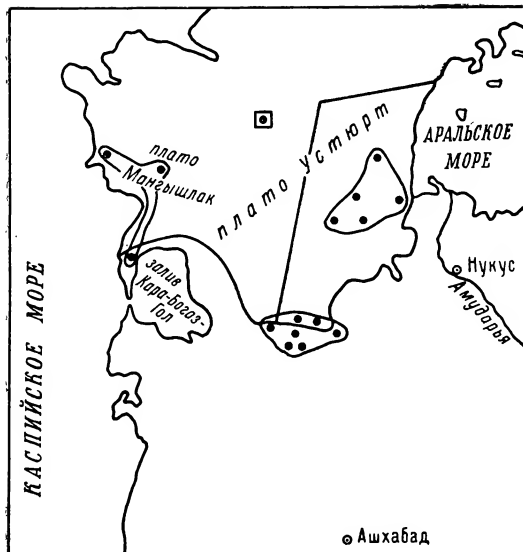
По гербарным и полевым данным приводятся места распространения эндемичного вида плато Устюрт солянки хивинской.

Солянка хивинская *Salsola chiwensis* M. Pop. — одно из наиболее своеобразных эндемичных растений плато Устюрт в Средней Азии. Этот вид впервые описан М. Г. Поповым (Спрыгин, Попов, 1915) по сборам Н. А. Димо из северной Туркмении, к западу от колодца Чарышлы, недалеко от юго-восточной оконечности плато Устюрт. Характерные особенности вида достаточно и полно описаны во флористических работах (Ильин, 1936, 1937; Бочанцев, 1953, 1976; Павлов, 1960).

Однако экология и география этого вида недостаточно отражены в литературе. Как правило, указывалось, что это эндемик Устюрта (или чинков Устюрта), но подробно распространение его нигде не характеризовалось. Цель данной статьи — восполнить этот пробел.

При полевых флористических исследованиях в Каракалпакской части плато Устюрт и на основе изучения гербарных материалов Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (Ленинград), а также Отдела ботаники Комплексного института естественных наук Каракалпакского филиала АН УзССР выяснилось, что ареал солянки хивинской довольно обширен, но сборов по ней в гербариях очень мало. Согласно нашим данным, этот вид широко распространен на плато Устюрт, кроме северных его районов. Ряд местонахождений приурочен к югу и юго-востоку Мангышлака, к востоку от залива Ералиева (Каспийское море) и, наконец, несколько местонахождений имеется на северном берегу Кара-Богаз-Гола, между Сартасом и Чагамой (см. картосхему). Наиболее северное местонахождение этого вида — колодец Тесиктас на северо-западе Устюрта — было указано Ф. Н. Русановым. Однако позже не подтвердилось произрастание вида в этом месте, в связи с чем требуется дальнейшее его изучение. Для территории, охватываемой «Флорой Казахстана» (Павлов, 1960), солянка хивинская приводится только для южного Устюрта, который следует пока считать южной границей ареала, так как сведений об этом виде из более южных районов (южная Туркмения, Иран) не имеется.

В пределах своего ареала солянка хивинская приурочена главным образом к щебнисто-песчаным и мергелисто-глинистым местообитаниям на чинках, реже она встречается на более резких формах рельефа. Как редкий эндемичный



и подлежащий охране вид *S. chiwensis* был включен в «Красную книгу» СССР, изданную под редакцией А. Л. Тахтаджяна (1975). Категория его охраны оценивалась 1, так как значительная часть популяции вида пока еще не была проверена в природе, а опасность уничтожения ее на чинке Устюрта существует. Этот вид следует и далее охранять, однако, по нашему мнению, категорию охраны вида следует увеличить до 2, так как он крайне редкий, эндемичный, с узколокальным ареалом, и проводить охрану целесообразно в республиканском масштабе. Вид дол-

жен быть включен в республиканские «Красные книги», прежде всего в «Красную книгу Туркмении» (где известно всего 2 местонахождения вида).

В настоящее время известны следующие местонахождения *S. chiwensis*:

1. Западная часть Казахстана. Западный Устюрт, Мангышлак, впадина Карамандыбас, мергелистые склоны, 1 X 1926, № 93, Ф. Н. Русанов; Северо-западный Устюрт, суглинистый северный склон в 5 км к западу от колодца Тесиктас, 24 V 1926, № 132, он же; Мангышлак, к востоку от залива Ералиева, на рухляке известняков по западному обрыву впадины Карашие, 8 X 1944, № 11, Л. Е. Родин.

2. Каракалпакская АССР. Восточный Устюрт, колодец Токсанбай, 6 X 1926, № 319, Р. Ю. Рожевиц и А. О. Гейнрихсон; по оврагам на чинке Устюрта и на окраине плато близ урочища Шыбынлы, 1944—1945, Е. П. Корovin, М. А. Арифханова; Каракалпакская часть Устюрта, окрестности солончака Барсакельмес, верховья солончаков на известняках, 15 X 1973, У. Пра-тов; Устюрт, южная окраина солончака Барсакельмес, развалины крепости Аллангуркюреуик, Шорджа, урочище Шыбынлы, 19 VI 1975, Б. Шербаев; Южный Устюрт, плато Капланкыр, колодец Даглы, Кулантакыр, 26 V 1976, он же; Южный Устюрт, плато Капланкыр, 18 V 1978, Ш. Сапаров.

3. Северная Туркмения. Устюрт, к западу от колодца Чарышлы, 21 IV 1914, Н. А. Димо (тип !); Северный берег залива Кара-Богаз, суглинистая степь, между Сартасом и Чагамой, 29 VI 1932, Е. Победимова; Южный Мангышлак, 15 км к северу от Карабогазского промысла Сартас, на плато среди полыньников, 30 VII 1934, И. Минервин; Южный Устюрт, окрестности солончаков Карашор, Казахлышор, колодец Гоклен, 29 V 1976, Б. Шербаев.

ЛИТЕРАТУРА

- Бочанцев В. П. (1953). Род *Salsola* L. — Солянка. В кн.: Флора Узбекистана, 2. Ташкент, Изд. АН УзССР. — Бочанцев В. П. (1976). Обзор видов секции *Coccossalsola* Fenzl. рода *Salsola* L. Нов. сист. высш. раст., 13. — Ильин М. М. (1936). Род солянка — *Salsola* L. В кн.: Флора СССР, 6. М.; Л., Изд. АН СССР. — Ильин М. М. (1937). *Salsola* L. — Солянка. В кн.: Флора Туркмении, 2, 1. Ашхабад, Туркм. гос. изд. — Красная книга. Дикорастущие виды флоры СССР, нуждающиеся в охране. (1975). Л., Наука. — Павлов Н. В. (1960). Род Солянка — *Salsola* L. В кн.: Флора Казахстана, 3. Алма-Ата, Изд. АН КазССР. — Попов М. Г. (1922). Ботанико-географический очерк северной Хивы. Изв. Туркест. отд. Русск. геогр. общ., 15. — Спрыгин И. И., Пошов М. Г. (1915). Ботанико-географические исследования в Туркестане. В кн.: Почвенные экспедиции в бассейнах рек Сыр-Дарьи и Аму-Дарьи, 1, М., Изд. отд. зем. улучшения.

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 582.734 (479.242)

А. Ш. Ибрагимов, Г. М. Мамедов, Б. Ш. Ибрагимов

НОВЫЕ ВИДЫ РОДА *ROSA* (*ROSACEAE*) ВО ФЛОРЕ
НАХИЧЕВАНСКОЙ АССРA. SH. IBRAGIMOV, G. M. MAMEDOV, B. SH. IBRAGIMOV. NEW SPECIES OF
THE GENUS *ROSA* (*ROSACEAE*) IN THE FLORA OF THE NAKHICHEVAN ASSR

Во время геоботанических исследований выявлены два вида рода *Rosa* (*R. buschiana* и *R. brotherorum*), являющиеся новыми для флоры Нахичеванской АССР. Описаны места их распространения. Установлено, что в настоящее время во флоре Нахичеванской АССР имеется не 19, а 28 видов рода *Rosa*.

Богатая флора Нахичеванской АССР насчитывает более 2200 видов цветковых растений, относящихся к 630 родам и к 93 семействам, которые составляют 36.7% кавказской и 53.66 азербайджанской флоры. Одним из родов, объединяющих в себе наибольшее число видов флоры Нахичеванской АССР, является шиповник *Rosa* L. Представители этого рода встречаются почти во всех поясах и типах растительности. Из 550—600 видов шиповника, распространенных в северном полушарии, на Кавказе встречается 56, в Азербайджане — 42 вида (в том числе — 6 в культуре). На территории Нахичеванской АССР распространены 19 видов шиповника: *Rosa canina* L., *R. corymbifera* Borkh., *R. teberdensis* Chrshan., *R. atropatana* Sosn., *R. tomentosa* Smith., *R. chomutoviensis* Chrshan. et Laseb., *R. floribunda* Stev., *R. tuschetica* Boiss., *R. pulverulenta* Bieb., *R. azerbaijdzhanica* Novopokr. et Rzazade, *R. nisami* Sosn., *R. sachokiana* P. Jarosch., *R. marschalliana* Sosn., *R. karjaginii* Sosn., *R. zangezura* P. Jarosch., *R. iberica* Stev. ex Bieb., *R. rapinii* Boiss., *R. haemisphaerica* Herrm., *R. spinosissima* L. («Флора Азербайджана», 1954).

После выхода в свет «Флоры Азербайджана» на территории Нахичеванской АССР дополнительно выявлены следующие виды шиповников: *R. pomifera* Herrm., *R. tschatyrdagi* Chrshan., *R. sosnovskyana* Tamamsch., *R. kazarjanii* Sosn., *R. hraciana* Tamamsch., *R. vanheurckiana* Среп., *R. elasmacantha* Trautv. (Ибрагимов, 1974; Гаджиева, 1975; Исаев и др., 1977). Из них 9 видов (*R. atropatana*, *R. tuschetica*, *R. sachokiana*, *R. pomifera*, *R. marschalliana*, *R. zangezura*, *R. sosnovskyana*, *R. hraciana*, *R. kazarjanii*) являются кавказскими, а 3 вида (*R. azerbaijdzhanica*, *R. nisami*, *R. karjaginii*) — азербайджанскими эндемиками. Низкорослые виды, такие как *R. tuschetica* и *R. spinosissima*, местами поднимаются в альпийский пояс до 2800—3000 м над ур. м. Они часто встречаются на массивах Биченах, Бата-Бата, в окрестностях селений Нюргют, Кюкю, Геджазур, Нюс-Нюс, Бист, Урмус и Тиви, на горах Араджи, Дамирли, Капыджык и Яглюдере и других, местами образуют густые, но незначительные по площади заросли.

Во время геоботанических исследований мы выявили еще два вида шиповника, являющихся новыми для флоры Нахичеванской АССР.

Rosa brotherorum Chrshan. 1953, Бот. материалы (Ленинград) 15 : 112. — Шиповник Бротерусов. — Мелкий прямостоячий кустарник, достигающий 20—30 (45) см выс., с розовыми цветками и с совершенно голыми шаровидными плодами 2—2.5 см в диам.

Во «Флоре Азербайджана» (1954) указана возможность нахождения этого вида в субальпийском и альпийском поясах Кубинского горного массива и вос-

точной части Большого Кавказа на полянах, в кустарниковых зарослях и на каменистых склонах. Распространен в СССР на Кавказе (Предкавказье, Дагестан). Описан с Кавказа (Кабарда, ледник Безенги). Выявлен нами на территории Нахичеванской АССР в среднем, субальпийском и альпийском поясах Джульфинского (горы Араджи, Лякатаг, Дамирли, Кола, Думан), Шахбузского (горы Сальварты, Кюкю, Кечал) и Ордубадского (горы Шых-Юрды, Девебойну, Капуджик, Яглуdere) районов.

R. buschiana Chrshan. 1951, Бот. материалы (Ленинград) 14 : 192; Гроссгейм, 1952, Фл. Кавк., изд. 2-е; 5 : 115. — Шиповник Буша. Карликовый кустарничек 12—15 см выс., с длинными корневищными побегами, бледно-розовыми цветками и овально-шаровидными, обычно голыми плодами.

Как и для предыдущего вида, во «Флоре Азербайджана» указана возможность нахождения в Азербайджанской ССР в Кубинском горном массиве и восточной части Большого Кавказа. Распространен в СССР на Кавказе (Предкавказье, Дагестан, Восточное Закавказье). Описан из Южной Осетии (Фидар-Хох, ущелье Эрмани). Собран нами на территории Нахичеванской АССР в среднем и верхнем горных поясах на сухих каменистых и щебнистых склонах Аг-дага, Капыджык-дага, Казан-гель-дага, Джамал Каласы, Араджи-дага и др.

Оба выявленные нами вида шиповника из высокогорной флоры Нахичеванской АССР — кавказские эндемики. Их гербарные образцы хранятся в гербарном фонде Нахичеванского научного центра АН АзССР, созданном в 1977 г.

Наиболее важным хозяйственным свойством шиповников является наличие в их плодах аскорбиновой кислоты (витамина С). По данным Г. Г. Гаджиева (1975), количество витамина С у шиповника Бротерусов составляет на сырой вес 490, а на воздушно-сухой вес — 1626 мг %.

ЛИТЕРАТУРА

Гаджиева Г. Г. (1975). Высоковитаминные шиповники Азербайджана. Изв. АН АзССР, сер. биол. наук, 2. — Гроссгейм А. А. (1949). Определитель растений Кавказа. М., Советская наука. — Гроссгейм А. А. (1952). Флора Кавказа, изд. 2-е, 5. М.; Л., Изд. АН СССР. — Ибрагимов А. Ш. (1974). Новые данные о флоре Нахичеванской АССР. Тез. докл. VI Всес. совещ. по освоению флоры и растительности высокогорий. Ставрополь. — Исаев Я. М., Гаджиева Г. Г., Нуриев Р. М. (1977). Некоторые шиповники (*Rosa* L.) из флоры Нахичеванской АССР. Изв. АН АзССР, сер. биол. наук, 1. — Флора Азербайджана. (1954). 5: Баку, Изд. АН АзССР. — Хржановский В. Г. (1951). Новые виды шиповников из флоры Кавказа. Бот. материалы (Ленинград), 14. — Хржановский В. Г. (1953). К познанию шиповников подсекции *Vestitae*. Бот. материалы (Ленинград), 15.

Институт неорганической и физической химии
АН АзССР,
Нахичевань.

Получено 19 I 1981.

УДК 005.576.16 (575.4)

А. М. Гельдиханов

***TORDYLIUM* (APIACEAE) — НОВЫЙ РОД ДЛЯ ФЛОРЫ СРЕДНЕЙ АЗИИ**

A. M. GELDIKHANOV. *TORDYLIUM* (APIACEAE) — A NEW GENUS FOR THE FLORA OF THE MIDDLE ASIA

Сообщается о находке нового для флоры Средней Азии рода и вида *Tordylium maximum*.

Весной 1980 г. в Кара-Калинском р-не Туркменской ССР нами найдено растение, которое оказалось новым для флоры Средней Азии родом и видом *Tordylium maximum* L. (Шишкин, 1951).

В СССР этот вид распространен в Молдавии, Крыму и на Кавказе, а за его пределами — в Средней Европе, Средиземноморье, на Балканах, в Малой Азии и Иране.

Приводим его новое местонахождение: Туркмения, Кара-Калинский р-н, ущелье Кош-Темир, вблизи водопада.

Собранные нами образцы хранятся в Гербариях Института ботаники АН ТССР в Ашхабаде (ASH) и Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР в Ленинграде (LE).

ЛИТЕРАТУРА

Ш и ш к и н Б. К. (1951). Род тордилиум — *Tordylium* L. В кн.: Флора СССР, 17. М.; Л., Изд. АН СССР.

Институт ботаники АН ТССР,
Ашхабад.

Получено 4 V 1981.

ОХРАНА РАСТИТЕЛЬНОГО МИРА

УДК 581.9 : 502.753 (477)

Ю. Р. Шеляг-Сосонко, Я. П. Дидух, Н. П. Жижин

ЭЛЕМЕНТАРНАЯ ФЛОРА И ПРОБЛЕМА ОХРАНЫ ВИДОВ

YU. R. SHEL'YAG-SOSONKO, YA. P. DIDUKH, N. P. ZHIZHIN. ELEMENTARY FLORA AND THE PROBLEM OF SPECIES PROTECTION

Наименьшей региональной флорой, на основании изучения которой можно судить о редкой встречаемости большинства видов или необходимости их охраны, по мнению авторов, является элементарная флора. В качестве примера рассматривается флора Ополя, насчитывающая 1298 видов сосудистых растений, из которых 102 требуют охраны. Дается сравнение систематической структуры флоры Ополя со структурами флор более высоких рангов. Указываются дифференциальные, позитивно и негативно кодифференциальные виды, определяющие границы элементарной флоры. Приводится список видов, нуждающихся в охране, с характеристикой их степени активности, обилия в фитоценозе, степени распространения в Ополе, а также категории охраны (для УССР и СССР).

Как отмечено в «Резолюции XII Международного ботанического конгресса» (1979), возрастающее по силе и масштабам влияние человека на природу вызывает необходимость охраны экосферы. Для науки, которая разрабатывает проблемы охраны природной среды, было предложено название «созология». В последние годы определенное развитие предмета созологии, понятийного аппарата и методов исследования нашло в работах Л. К. Шапошникова (1971), С. М. Стойко (1973а, б, 1977), В. И. Чопика (1976а) и др.

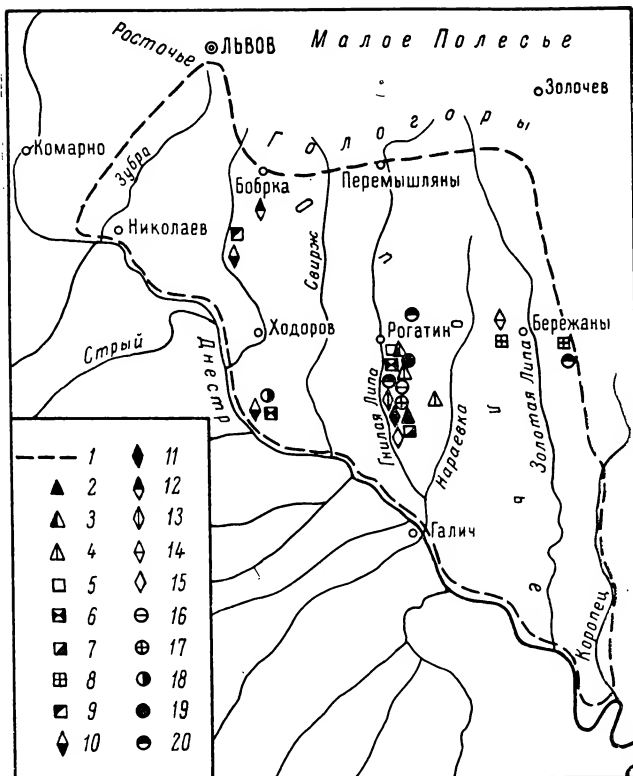
Из всех компонентов биосферы наибольшее изменение после животного мира претерпел растительный мир. Все разнообразие мероприятий по охране растительности советские созологи (Колесников и др., 1961; Стойко, 1972) относят к трем основным направлениям: 1) организация рационального использования ресурсов растительного мира; 2) оптимизация ландшафтов; 3) охрана отдельных растений и биогеоценозов. Успешное решение проблемы охраны видов, понимаемой как охрана фитоценоза и экотопа, в котором вид произрастает, возможно, как отмечали Е. М. Лавренко (1971), К. М. Сытник (1974, 1976), А. М. Гродзинский (1975), В. В. Скрипчинский (1975), Н. В. Цицин (1975), только при совместных усилиях флористов, геоботаников и работников ботанических садов.

В изучении научной проблемы охраны отдельных видов растений Ю. Р. Шеляг-Сосонко (1973) выделяет три этапа. На первом формулируется сама проблема, основные ее положения и понятия, исходя из чего для флоры того или иного региона или страны составляются списки исчезающих видов. Именно эти списки послужили материалом для опубликованных работ «Красная книга. Дикорастущие виды флоры СССР, нуждающиеся в охране» (1975), «Редкие растения СССР» (Белоусова и др., 1979), «Червона книга Української РСР» (1980). Такие списки составляются не только для административных (областей, краев, республик), но и для природных (орографических, физико-географических и ботанико-географических) территорий различного объема (Воробьев, 1969; Моисеева, 1969; Чопик, 1970; Зозулин, Пашков, 1971; Камышев, 1973; Биркмане, Табака, 1974; Лукс и др., 1975; Винтерголлер, 1976; Витко, Николаева, 1976; Кононов, 1976, и др.). Кроме полных региональных списков, составляются также списки видов для определенных территорий по ценоотическому (лесов, болот, степей), систематическому (родов и семейств), хозяйственному (лекарственных, дубильных, эфиромасличных и т. д.), географическому (бореальных,

неморальных и т. д.) и другим принципам. Размеры территорий, для которых составляются эти списки, определяются знаниями конкретного исследователя. Вместе с тем во многих случаях с зоологическая оценка вида зависит от размера территории, так как в подавляющем большинстве случаев решается вопрос охраны не вида, а его популяций, и суммарная оценка значения вида в масштабе всей страны может не иметь такой актуальности, как для данной локальной территории, или наоборот. Например, включенный в «Червону книгу Української РСР» (1980) *Allium ursinum* L. на территории Черкасской обл. встречается в количестве, определяемом в несколько тысяч тонн зеленой массы, и проявляет тенденцию к заселению новых площадей. *Adonis vernalis* L., также вошедший в «Червону книгу Української РСР» (1980), на территории Крымской обл. в недалеком прошлом заготавливался в количестве 20—27 т ежегодно. Очевидно, для этих областей охрана названных видов путем заповедания не является актуальным вопросом и в данном случае вполне достаточно просто соблюдать научно обоснованные нормы заготовок или нормированного выпаса на степных участках с *Adonis vernalis* как одну из возможных форм его охраны. Иная картина наблюдается в Киевской обл., где под угрозой исчезновения находится несколько последних местонахождений *Adonis vernalis*. С другой стороны, широко распространенные на юге УССР *Centaurea orientalis* L., *Ephedra distachya* L., не вошедшие в «Червону книгу Української РСР» (1980), представляют несомненный интерес с позиций более узкого, регионального подхода и должны быть взяты под охрану, например, на Подольской возвышенности.

Как уже отмечалось в литературе (Стойко и др., 1977), в настоящее время от составления списков уже необходимо перейти к изучению исторических, ценогических и антропогенных причин исчезновения видов, исследованию их биологических свойств и экологических условий произрастания, картированию современных ареалов, разработке классификации исчезающих видов, критериев их оценки и принципов отбора. Наиболее успешное решение этих вопросов может быть осуществлено на основе изучения вида как элемента определенной функционально или территориально организованной системы. Для этой цели необходимо избрать такую территориальную единицу, которая могла бы служить эталоном для выработки охраны видов. Подобная единица должна быть естественной и индивидуальной, т. е. неповторимой. Сказанному, очевидно, отвечает элементарная флора, представляющая собой низшую единицу региональной организации флоры (Шеляг-Сосонко, 1980). В таком понимании элементарная флора по своему содержанию отвечает элементарному флористическому району в трактовке Б. А. Юрцева (1975). Каждая из элементарных флор обладает определенным видовым составом и отличается от других элементарных флор в пределах одной подпровинции, как правило, мало распространенными видами (эндемичными, реликтовыми, редкими на границе распространения), которые и являются объектом изучения в области охраны видов. Из этого безусловно не следует, что охране подлежат все редкие виды элементарной флоры. Речь идет только о выделении исходного материала для дальнейшего анализа с целью выявления видов, нуждающихся в охране. Границы элементарной флоры определяются границами распространения видов, которые находятся здесь часто в экстремальных условиях и не толерантны к воздействию антропогенных факторов. Таким образом, элементарная флора является тем инициальным звеном, на основании исследования которого уже можно судить о редкости или необходимости охраны видов и в масштабе более обширных регионов, хотя при этом категории редкости видов в элементарных флорах и флористических системах более высокого регионального ранга могут и не совпадать.

На Украине, как и в целом по СССР, зоологические региональные исследования флоры проводили выборочно и они определялись интересами конкретного исследователя. Так, сравнительно полно установлен состав исчезающих видов в целом для Подоллии (Заверуха, 1964, 1976; Бухало, 1967; Мороз, 1970; Шеляг-Сосонко, 1973; Зелінка, 1974), Карпат (Малиновский, 1966; Чопик, 1967), Крыма (Лукс и др., 1975), Приазовской возвышенности (Краснова, 1975), болот Украины (Брадїс, Андрієнко, 1973), в то время как для остальной территории республики аналогичную работу еще предстоит выполнить. Несмотря на это, в настоящее время необходимо уже переходить к выполнению



Схематическая карта распространения редких видов Ополя.

1 — граница Ополя, 2 — *Cypripedium calceolus*, 3 — *Crambe tataria*, 4 — *Sedum antiquum*, 5 — *Anemone narcissiflora*, 6 — *Orchis morio*, 7 — *O. militaris*, 8 — *Hippocrepis comosa*, 9 — *Orchis ustulata*, 10 — *Phyllitis scolopendrium*, 11 — *Gymnadenia conopsea*, 12 — *Epipactis atrorubens*, 13 — *Helictotrichon besseri*, 14 — *Thalictrum baubini*, 15 — *Trifolium rubens*, 16 — *Stipa pulcherrima*, 17 — *S. tirsia*, 18 — *Polystichum braunii*, 19 — *Tofieldia calyculata*, 20 — *Astragalus danicus*.

работ второго этапа. На наш взгляд, их целесообразно выполнить по указанной методике, т. е. на базе планомерного исследования элементарных флор.

В качестве первого опыта такого рода нами была исследована флора хорошо территориально очерченного региона Ополя, характеризующаяся интересными генетическими связями, распространением видов и т. д. Граница этого региона проходит по линии Львов—Бобрка—Перемышляны, поворачивая далее на юг через Бережаны и по р. Коропец до р. Днестр. По долине р. Днестр она идет до г. Николаева, а от г. Николаева западнее р. Зубры — на г. Львов (см. рисунок). Общая площадь территории около 4170 км². В орографическом отношении эта территория представляет собой северо-западную часть Подольской возвышенности, ограниченную с севера Гологорами и Вороняками, а с юго-запада — Прикарпатьем. Рельеф территории холмистый. Холмы имеют относительную высоту 40—120, среднюю абсолютную — 280—350 м (максимальную — 443 м), пологие или крутые (до 30—40°) склоны и мягко закругленные вершины. В рельефе они вырисовываются в виде отдельных гряд, рассекаемых неширокими долинами рек. В основе холмы сложены меловыми песчаниками, покрытыми сверху неогеновыми известняками или мергелями с линзами гипса у вершины. По крутым склонам эти породы выходят на дневную поверхность. По склонам и участкам с неглубоким лёссовым покровом формируются дерново-карбонатные и черноземные оподзоленные почвы. На более мощных лёссах образуются светлые и серые оподзоленные почвы, более широко распространенные.

Климат района умеренно-теплый, с прохладным нежарким летом, со средней температурой июля 18° С и мягкой с частыми оттепелями зимой со средней температурой января —4° С. Среднегодовое количество осадков равно 680—740 мм. В растительном покрове преобладают буковые, дубово-грабовые и ду-

бовые леса. На крутых южных склонах встречаются степи центральноевропейского (среднеевропейского) типа, а по долинам рек — луга.

На исследуемой территории произрастают 1298 видов сосудистых растений, относящихся к 507 родам и 101 семейству, что составляет пропорцию 1 : 5.02 : 12.85. Как известно, флористические пропорции, характеризующие степень видового и родового разнообразия флор, в значительной степени зависят от площади исследуемой территории, что часто затрудняет их сравнение. Это видно, например, из сопоставления указанной пропорции с пропорциями флор Украины (1 : 5.7 : 26.9) и Подолии (1 : 5.00 : 14.56) (Шеляг-Сосонко, Дидух, 1975; Заверуха, 1978). Сопоставляя пропорцию флоры Ополья с пропорцией примерно равного по площади Горного Крыма (1 : 6.68 : 21.6), мы видим, что первую характеризует более низкая видовая и родовая насыщенность. В первую очередь это связано с менее дифференцированными по сравнению с Горным Крымом экологическими условиями. Полученная пропорция примерно равна пропорции флоры Ялтинского горно-лесного государственного заповедника (1 : 5.09 : 13.07), площадь которого составляет всего 3% площади Ополья.

Приведенная пропорция достаточно хорошо иллюстрирует степень видового и родового разнообразия флоры Ополья, которая, как и следовало ожидать, является более бедной, чем флора горных регионов, и имеет более молодой возраст. Исследуемая флора характеризуется низким процентом видов из отделов *Pinophyta* (0.3), *Equisetophyta* (0.4), *Lycopodiophyta* (0.5), *Polypodiophyta* (1.5) и высоким *Magnoliophyta* (97.3). Количественное соотношение видов между классами *Magnoliopsida* и *Liliopsida* составляет 3.7 : 1, что по своему значению близко к аналогичным показателям для флор Средней Европы (1 : 2.9—3.6), но ниже, чем для флор более южных регионов (1 : 4.0—4.4) (Камелин, 1973; Толмачев, 1974; Дідух, 1977).

Важным показателем систематической структуры флоры является спектр десяти ведущих семейств. Как видно из табл. 1, десять ведущих семейств спектра флоры Ополья составляют 55.27% и представлены общими для флоры Средней Европы (за небольшим исключением) семействами. Вместе с тем в спектре флоры Ополья имеется ряд отличий, заключающихся прежде всего в том, что семейства в нем занимают по сравнению со спектрами флор Средней Европы другие места. В целом приведенный спектр важнейших семейств отражает переходное положение флоры Ополья от бореальной к средиземноморской, что выражается в относительно высоком положении таких семейств, как *Fabaceae*, *Brassicaceae* и *Lamiaceae*, и низком — *Cyperaceae* и *Ranunculaceae*. Эту особенность еще лучше отражает отношение между числом видов семейств *Cyperaceae* и *Fabaceae*, которое в бореальных флорах (Ленинградская, Псковская области, Литва, Белоруссия, Польша) всегда больше единицы (1.3—2), а в южных средиземноморских и степных (Крым, Черногорье, Балканы, Румыния) меньше единицы (0.6—0.25). Для флоры Ополья, как и Подолии, это соотношение близко к единице (соответственно 0.93 и 1.02).

Общей чертой всех приведенных в таблице спектров ведущих семейств является то, что первое и второе места занимают семейства *Asteraceae* и *Poaceae*, хотя процент видов в них для разных регионов несколько различен. Сем. *Rosaceae*, занимающее третье место в спектре ведущих семейств Ополья, Подолии и Польши, в спектре Украины занимает четвертое, а Румынии — даже восьмое. Объясняется это, очевидно, различным пониманием объема видов семейства, в котором большую роль играют апомикты, а также различной степенью их изученности. Сем. *Fabaceae* занимает четвертое место и хорошо отражает географическое положение исследуемой флоры, расположенной между более северными полесскими флорами (например, в Польше и Белоруссии), в которых оно занимает седьмое место (Козловская, Парфенов, 1972; Szafer, 1977), и южными средиземноморскими, где оно занимает второе место (Крым, Балканы) (Дідух, 1977). Сем. *Brassicaceae* находится на пятом месте, что отражает сходство со спектрами ведущих семейств флор Подолии и Румынии и отличается от спектров более северных флор обширных территорий Украины и Польши. Семейства *Scrophulariaceae*, *Lamiaceae* и *Cyperaceae* во флоре Ополья имеют одинаковый удельный вес (6—8 места), но, как показывает сравнение их спектра со спектрами упомянутых флор, значение их неодинаково. Если первые два

ТАБЛИЦА 1

Важнейшие семейства флоры Ополья и других флор Средней Европы

Семейство	Регионы									
	Ополье — 1288 *		Подолия — 1864 (Заверуха, 1978)		Румыния — 1950 (Szatek, 1977)		Польша — 2300 (Szatek, 1977)		Украина — 4938 (Шеняк-Сосонко, Дидух, 1975)	
	число видов		число видов		число видов		число видов		число видов	
	абсолютное	%	абсолютное	%	абсолютное	%	абсолютное	%	абсолютное	%
<i>Asteraceae</i>	149	11.47	1	12.6	1	12.17	1	11.52	848	17.70
<i>Poaceae</i>	112	8.6	2	7.3	2—3	6.66	2	6.96	514	10.41
<i>Rosaceae</i>	62	4.8	3	5.6	8	3.83	3	6.91	270	5.45
<i>Fabaceae</i>	61	4.7	6	4.6	4	5.80	7	4.22	295	5.97
<i>Brassicaceae</i>	59	4.5	5	4.75	5	5.03	8	4.13	146	2.96
<i>Cyperaceae</i>	57	4.4	89	4.7	10	3.49	4	5.43	145	2.94
<i>Lamiaceae</i>	57	4.4	84	4.6	2—3	6.66	9	3.35	200	4.05
<i>Scrophulariaceae</i>	57	4.4	76	4.1	9	3.51	6	4.36	—	—
<i>Ranunculaceae</i>	52	4.0	9	3.5	11	3.31	10	3.22	150	3.04
<i>Caryophyllaceae</i>	51	3.9	73	3.9	6	4.97	5	4.35	176	3.56
(<i>Apiaceae</i>)	37	2.8	62	3.4	7	3.89	(11)	3.09	146	2.96
В трех семействах	323	24.87	480	25.5		25.49		25.39	1657	34.08
В десяти семействах	717	55.27	1034	56.5	1960	56.00		54.35	2890	58.52
<i>Cyperaceae</i> / <i>Fabaceae</i>	0.93		1.02		0.60		1.29		0.49	

* Число видов во флоре.

ТАБЛИЦА 2

Важнейшие роды флоры Ополья

Род	Число видов	
	абсолютное	%
<i>Carex</i>	43	3.3
<i>Hieracium</i>	28	2.2
<i>Veronica</i>	23	1.8
<i>Trifolium</i>	16	1.2
<i>Ranunculus</i>	16	1.2
<i>Salix</i>	16	1.2
<i>Rosa</i>	14	1.1
<i>Potentilla</i>	13	1.0
<i>Euphorbia</i>	12	0.9
<i>Geranium</i>	11	0.85
<i>Vicia</i>	11	0.85

отражают тяготение исследуемой флоры к южным, то сем. *Cyperaceae* — к северным, в составе которых оно постоянно занимает третье место (Козловская, Парфенов, 1972; Малышев, 1972). Для сем. *Caryophyllaceae*, занимающего десятое место, характерно то, что его удельный вес возрастает с увеличением площади региона, а также при продвижении на юг и, наоборот, падает в более северных флорах и в связи с уменьшением размера территории. Это, как и в случае с сем. *Lamiaceae*, свидетельствует о наличии близких замещающих видов, а также об интенсивном процессе видообразования, который идет быстрее в более ксерофитных флорах Средиземноморья, чем в более северных.

Еще более детально отражает специфику исследуемой флоры спектр важнейших родов (табл. 2).

Во флоре Ополя, как и республики в целом, наибольшим числом видов характеризуются роды *Carex* (43 вида в Ополе и 98 — в УССР) и *Hieracium* (соответственно 28 и 156 видов). Как видно из приведенных данных, эти роды значительно различаются по числу видов в сравниваемых флорах. Такая большая разница для рода *Hieracium* объясняется тем, что для него характерно апомиктическое видообразование, в связи с чем число видов в этом роде сильно варьирует в зависимости от площади рассматриваемой территории. Остальные роды, приведенные в таблице (*Veronica*, *Trifolium*, *Rosa*, *Potentilla*, *Euphorbia*, *Ranunculus*, *Salix*, *Vicia*, *Geranium*), также характеризуются в неморальных флорах более высоким процентом, чем во флорах Южной Европы. Для родового спектра 10 ведущих родов характерны наличие типичного бореального рода *Salix* (1.2%), практически отсутствующего в спектре южных флор, и отсутствие родов *Astragalus*, *Centaurea*, *Salvia*, *Silene*, *Thymus*, отличающихся большим разнообразием в степных и средиземноморских флорах.

Анализ видового состава флоры Ополя в более полной мере, чем семейственный или родовой спектры, отражает ее генетические связи. Наличие в ее составе таких видов, как *Sedum antiquum*, *Hippocrepis comosa*, *Anemone narcissiflora*, *Carlina onopordifolia*, *Polygonatum latifolium* (Jacq.) Desf., *Trifolium rubens*, *Sorbus torminalis* (L.) Crantz, *Dictamnus albus*, обусловлено прежде всего близостью Карпатских гор и связью со средневропейско-средиземноморской флорой. С другой стороны, здесь хорошо выражено ядро понтических элементов (*Trifolium lupinaster*, *Poa versicolor* Bess., *Cephalaria uralensis*, *Oxytropis pilosa* DC. и др.), роль которых западнее и севернее значительно ослабевает. И, наоборот, в этом регионе отсутствуют произрастающие на Малом Полесье, Роточье и в Карпатах такие бореальные и болотные виды, как *Carex dioica* L., *Andromeda polifolia* L., *Ledum palustre* L., *Drosera anglica* Huds., *D. rotundifolia* L., *Oxycoccus palustris* Pers., *Arctostaphylos uva-ursi* (L.) Spreng, *Salix myrtilloides* L., *Betula humilis* Schrank., *Pinguicula vulgaris* L., *Carex limosa* L.

Важным аспектом изучения элементарной флоры, имеющим значение для решения вопросов охраны ее видов, является выявление видов, граница ареала которых проходит по занимаемой ею территории. Кроме того, как указывали Б. А. Юрцев, А. И. Толмачев и О. В. Ребристая (1978), выявление этих видов важно для установления ранга и границ исследуемого региона. В связи с этим упомянутые авторы предлагают различать дифференциальные и кодифференциальные виды. К первым относятся эндемики, или виды, не встречающиеся в соседних регионах, т. е. характеризующиеся дизъюнктивным распространением. Такими видами для Ополя являются лишь *Sedum antiquum* (ранее определявшийся как *S. hispanicum* L.), широко распространенный в Средиземноморской области, и *Hippocrepis comosa*, произрастающий в Центральной и Атлантической Европе и в Крыму (Висюлина, 1954). Ко вторым относятся виды, определяющие границы элементарной флоры. Они могут быть позитивно кодифференциальными в случае, когда вид входит в состав элементарной флоры, границу которой он определяет, или негативно кодифференциальными в случае, когда определяющий границу вид входит в состав соседней элементарной флоры и отсутствует в изучаемой. К позитивно кодифференциальным видам, определяющим северную границу элементарной флоры, распространенным в пределах Ополя и более южных регионах, относятся субсредиземноморские, причерноморские и средневропейские виды *Cornus mas*, *Traunsteinera globosa*, *Trisetum flavescens* (L.) Beauv., *Pyrethrum clusii* Fisch. ex Reichenb., *Crambe*

tataria, *Ophrys insectifera*, *Anacamptis pyramidalis*, *Gagea spathacea* (Hayne) Salisb., *Ornithogalum umbellatum*, *Leopoldia comosa*, *Polygonatum latifolium*, *Pimpinella major*, *Crocus heuffelianus*, *Trifolium ochroleucum* Huds., *Helictotrichon planiculme* (Schrad.) Pilg., *Lappula heterocantha* (Ledeb.) Guerke, *Muscari tenuiflorum*, *Iris graminea*, *Asparagus tenuifolius* Lam., *Lithospermum purpureo-caeruleum* L., *Veronica orchidea* Crantz, *Cephalaria uralensis*, *Dictamnus albus*, *Sorbus torminalis*, *Aurinia saxatilis* (L.) Desv., *Pedicularis sceptrum-carolinum*, *Scopolia carniolica*, *Cephalanthera damasonium* (Mill.) Druce, *Stipa tirsia*.

К негативно кодифференциальным видам, определяющим северную границу Ополя, относятся главным образом бореальные; значительно реже субатлантические виды *Saxifraga hirculus* L., *Carex dioica* L., *Andromeda polifolia* L., *Drosera anglica*, *D. rotundifolia* L., *Hackelia deflexa*, *Lycopodium annotinum* L., *Polystichum aculeatum* (L.) Roth, *Daphne cneorum*, *Schoenus ferrugineus* L.

Флористически слабее очерчена южная и юго-западная границы Ополя, проходящие по Днестру. Из числа положительно кодифференциальных видов здесь можно назвать лишь *Festuca pallens* Host., *Koeleria grandis* Bess. et Gorski, *Carlina onopordifolia*, *Trifolium rubens*, *Stipa tirsia*, *Salix livida* Wahl., *S. myrsinifolia* Salisb., *Carex davalliana*. Негативно кодифференциальные виды, определяющие южную границу флоры и не переходящие на левый берег верхнего Днестра, представлены *Carex atherodes* Spreng., *Helleborus purpurascens* Waldst. et Kit., *Loranthus europaeus* Jacq., *Minuartia setacea* (Thuill.) Hayek, *Myosotis stenophylla* Knaf., *Viola jooi* Janka, *Hyacinthella leucophaea* (C. Koch) Schur, *Schivereckia podolica* (Bess.) Andrzej., *Arenaria ucrainica* Spreng., *Centaurea marschalliana* Spreng., *C. ruthenica* Lam., *Polygala sibirica* L., *Thalictrum uncinatum* Rehm., *Gypsophila altissima* L., *Serratula coronata* L.

Западную границу очерчивают следующие положительно кодифференциальные виды: *Cephalaria uralensis*, *Crambe tataria*, *Oxytropis pilosa*, *Ornithogalum umbellatum*, *Trifolium lupinaster*, *Hackelia deflexa*, *Teucrium praemontanum* Klok., *Helictotrichon schellianum* (Hack.) Kitag., *Muscari tenuiflorum*, *Lithospermum purpureo-caeruleum*, *Anemone narcissiflora*, *Poa versicolor*, *Gymnadenia odoratissima* (L.) Rich., *Stipa tirsia*. К негативно кодифференциальным видам, ограничивающим элементарную флору Ополя с запада, относятся *Carex heleonastes* Ehrh., *C. atherodes* Spreng., *C. limosa* L., *Betula humilis*, *Galium scabrum* L., *Juncus subnodulosus* Schrank, *Andromeda polifolia*, *Luzula sylvatica* (Huds.) Gaud.

Восточная граница элементарной флоры определяется следующими положительно кодифференциальными видами: *Epilobium obscurum* Schreb., *Holcus mollis* L., *Carlina onopordifolia*, *Gagea spathacea*, *Cirsium pannonicum* (L. f.) Gaud., *Pleurospermum austriacum* (L.) Hoffm., *Pimpinella major*, *Pedicularis sylvatica* L., *Pyrethrum clusii* Fisch. ex Reichenb., *Salix myrtilloides* L., *Symphytum cordatum* Waldst. et Kit., *Swertia perennis* L., *Tofieldia calyculata*, *Trisetum flavescens* (L.) Beauv., *Dactylorhiza maculata*, *Goodyera repens*, *Epipactis purpurata* Smith. К негативно кодифференциальным видам, определяющим восточную границу, относятся *Arenaria cephalotes* Bieb., *A. ucrainica* Spreng. ex Steud., *Ceratocephala testiculata* (Crantz) Roth, *Asparagus verticillatus* L., *Gypsophila altissima* L., *Serratula coronata* L., *Loranthus europaeus* Jacq., *Schivereckia podolica*.

В составе очерченной нами элементарной флоры насчитываются 102 вида, которые охраняются или нуждаются в охране, что составляет 7.9% флоры Ополя (табл. 3). Такой процент, видимо, должен быть средним для большинства флор индустриально развитых центральных районов Европейской части СССР. В табл. 3 для каждого вида приводится степень активности его популяций: преуспевающая (пр) — активность вида практически не изменяется и остается достаточно высокой, хотя число местонахождений по различным причинам (осушение болот, рубка лесов, распахка степей, сбор лекарственных растений и т. д.) может уменьшаться; угасающая (у) — активность вида еще довольно высокая, но заметно понижается; реликтовая (р) — активность вида постоянно остается низкой. С целью более полной характеристики популяций указываются обилие вида по шкале Друде, отмеченное в ценозах исследованного района, а также степень распространения видов в соответствии с предло-

ТАБЛИЦА 3

Список видов растений Ополя, нуждающихся в охране

Вид	Степень активности вида	Обилие вида в типичном ценозе	Степень распространения вида	Мотивы охраны	Категория охраны		
					СССР	УССР	Ополье
<i>Aconitum moldavicum</i> Hacq.	пр	sol	о р	3, 4, 5,			2
<i>Allium strictum</i> Schrad.	у	sol	о р	2, 3			2
<i>A. ursinum</i> L.	пр	sol	о р	4	3	3	2
<i>Adonis vernalis</i> L.	пр	sp	сп	5	3	3	3
<i>Anacamptis pyramidalis</i> (L.) Rich.	у	sol	о р	3, 5	3	3	2
<i>Anemone narcissiflora</i> L.	р	sol	рд	2, 3, 4, 5		3	1
<i>Astragalus danicus</i> Retz.	р	sol	сп	2			2
<i>Atropa belladonna</i> L.	у	sol	о р	3, 5	3	3	1
<i>Blechnum spicant</i> (L.) Roth	у	sol	рд	2, 5			3
<i>Botrichium lunaria</i> (L.) Sw.	у	sol	о р	4, 5		2	2
<i>Carex davalliana</i> Smith	пр	sp	о р	4	1	1	1
<i>C. umbrosa</i> Host	пр	sp	о р	4	3	3	2
<i>Carlina onopordifolia</i> Bess.	р	sp	о р	1, 2, 3	2	2	2
<i>Centaurea ternopoliensis</i> Dobrocz.	у	sp	рд	1, 2, 5			3
<i>Cephalanthera longifolia</i> (L.) Fritsch	у	sol	о р	3, 5	3	3	2
<i>C. rubra</i> (L.) Rich.	у	sol	о р	3, 5	1	1	1
<i>Cephalaria uralensis</i> (Murr.) Schrad.	пр	sol	о р	3, 4			4
<i>Coeloglossum viride</i> (L.) C. Hartm.	пр	sol	о р	4, 5		2	2
<i>Colchicum autumnale</i> L.	у	sol	рд	3, 5	3	3	2
<i>Corallorhiza trifida</i> Chatel.	у	sol	о р	4, 5		+	2
<i>Coronilla coronata</i> L.	р	sol	о р	2, 3			2
<i>Cornus mas</i> L.	у	sol	рд	3, 5			3
<i>Crambe tataria</i> Sebeok	р	sol	о р	3, 5	3	3	1
<i>Crocus heuffelianus</i> Herb.	у	sol	о р	3, 5	3	3	1
<i>Cypripedium calceolus</i> L.	у	un	о р	2, 5	3	3	1
<i>Cystopteris sudetica</i> A. Br. et Milde	р	sol	о р	4			3
<i>Dactylorhiza maculata</i> (L.) Soó	у	sol	о р	4, 5		+	2
<i>D. majalis</i> (Reichenb.) P. F. Hunt et Summerh.	у	sol	о р	4, 5		+	2
<i>D. traunsteineri</i> (Saut.) Soó	у	un	о р	5	2	2	1
<i>Dictamnus albus</i> L.	пр	sol	о р	3, 4			2
<i>Diphysium complanatum</i> (L.) Rothm.	у	sol	о р	4, 5			2
<i>Dracocephalum austriacum</i> L.	р	sol	о р	2, 3, 4			1
<i>D. ruyshianum</i> L.	р	sol	о р	2, 3, 4			1
<i>Epipactis atrorubens</i> (Hoffm.) Schult.	у	sol	о р	4, 5			2
<i>E. palustris</i> (L.) Crantz	у	un	о р	4, 5			2
<i>Equisetum telmateja</i> Ehrh.	р	sol	о р	4, 5		3	1
<i>Euphorbia volhynica</i> Bess.	р	sol	о р	1, 2, 3		2	2
<i>Festuca pallens</i> Host	р	cop ₁	рд	3, 4			2
<i>Fritillaria meleagris</i> L.	у	un	о р	3, 5	3	3	1
<i>Galanthus nivalis</i> L.	у	sp	сп	5	3	3	2
<i>Gladiolus imbricatus</i> L.	у	sol	рд	4, 5			2
<i>Goodyera repens</i> (L.) R. Br.	у	sol	о р	4, 5		+	2
<i>Gymnadenia conopsea</i> (L.) R. Br.	у	un	о р	4, 5			2
<i>Hammabrya paludosa</i> (L.) O. Kuntze	у	un	о р	4, 5			2
<i>Hackelia deflexa</i> (Wahl.) Opiz	пр	sol	о р	3, 4, 5			3
<i>Helictotrichon besserii</i> (Griseb.) Klok.	р	cop ₂	о р	2, 3, 4			3
<i>Hippocrepis comosa</i> L.	р	cop ₁	о р	2, 3, 4			3
<i>Iris graminea</i> L.	у	sol	о р	4, 5			3
<i>I. hungarica</i> Waldst. et Kit.	у	sp	рд	5			2
<i>I. sibirica</i> L.	у	sol	рд	4, 5			3
<i>Knautia dipsacifolia</i> (Host) Gren. et Godr.	пр	sol	о р	3, 4, 5			2
<i>Lathyrus laevigatus</i> (Waldst. et Kit.) Gren.	пр	un	рд	3, 4, 5			2
<i>Leopoldia comosa</i> (L.) Parl.	у	sol	о р	3, 5			3
<i>Leucojum vernum</i> L.	у	sol	рд	4, 5	3	3	2
<i>Lilium martagon</i> L.	у	un	сп	4, 5	3	3	3
<i>Listera ovata</i> R. Br.	у	un	рд	4, 5			3
<i>Lotus uliginosus</i> Schkuhr	у	sol	о р	3, 4			2
<i>Lunaria rediviva</i> L.	у	un	о р	3, 5	3	3	2
<i>Lycopodium clavatum</i> L.	пр	sol	рд	3, 5			2

Вид	Степень активности вида	Обилие вида в типичном ценозе	Степень распространения вида	Мотивы охраны	Категория охраны		
					СССР	УССР	Ополье
<i>Malaxis monophyllos</i> (L.) Sw.	y	un	op	4		+	2
<i>Matteuccia struthiopteris</i> (L.) Tod.	p	un	op	4			3
<i>Melica picta</i> C. Koch	np	sol	pd	3			4
<i>Moneses uniflora</i> (L.) A. Gray	np	sol	op	3, 4			4
<i>Muscari tenuiflorum</i> Tausch	y	sp	pd	3, 4, 5			3
<i>Nymphaea alba</i> L.	y	cop ₁	pd	5			4
<i>Ophioglossum vulgatum</i> L.	y	sol	op	4, 5		3	2
<i>Ophrys insectifera</i> L.	y	un	op	3, 5			1
<i>Orchis mascula</i> L.	y	sol	op	4, 5			2
<i>O. militaris</i> L.	y	un	op	5	2	2	1
<i>O. morio</i> L.	y	un	op	4, 5	2	2	1
<i>O. purpurea</i> Huds.	y	un	op	3, 4, 5	2	2	1
<i>O. ustulata</i> L.	y	sol	op	4, 5			2
<i>Ornithogalum umbellatum</i> L.	y	sol	op	2, 3, 4, 5			2
<i>Pedicularis szeptum-carolinum</i> L.	y	sol	op	4, 5			3
<i>Phyllitis scolopendrium</i> (L.) Newm.	p	un	op	2, 3, 4, 5			1
<i>Physalis alkekengi</i> L.	y	sol	pd	4, 5			3
<i>Pimpinella major</i> (L.) Huds.	y	sol	op	3, 5			3
<i>Pinguicula bicolor</i> Woloszcz.	y	un	pd	4, 5			3
<i>P. vulgaris</i> L.	y	sp	op	4, 5		3	2
<i>Platanthera bifolia</i> (L.) Rich.	np	sol	сп	4, 5			4
<i>P. chlorantha</i> (Cust.) Reichenb.	np	un	pd	4, 5			3
<i>Polystichum braunii</i> (Spenn.) Fée	y	sp	pd	2			3
<i>Potentilla fallacina</i> Blocki	y	sol	op	3, 4			3
<i>Pulsatilla grandis</i> Wend.	y	sol	pd	3, 5		1	2
<i>Ranunculus bulbosus</i> L.	np	sol	pd	3			2
<i>Salix myrtilloides</i> L.	p	sol	op	2, 3, 4			3
<i>Salvinia natans</i> (L.) All.	p	sol	op	2, 5		+	1
<i>Saxifraga tridactylites</i> L.	np	sol	op	3, 4			4
<i>Scrophularia scopolii</i> Hoppe	y	sol	op	3, 4			3
<i>Sedum antiquum</i> Omelcz. et Zaverucha	p	sp	op	4			2
<i>Scopolia carniolica</i> Jacq.	y	sol	op	3	3	3	1
<i>Staphylea pinnata</i> L.	np	sol	op	3	3	3	2
<i>Stipa capillata</i> L.	y	sp	pd	4, 5	3	3	2
<i>S. pennata</i> L.	y	sp	op	5	3	3	1
<i>S. pulcherrima</i> C. Koch	y	sp	op	5			1
<i>S. tirsia</i> Stev.	y	sol	op	3, 4, 5	3	3	1
<i>Tilia platyphyllos</i> Scop.	np	sol	op	3, 5			2
<i>Tofieldia calyculata</i> (L.) Wahl.	y	sol	op	5			3
<i>Thalictrum baubini</i> Crantz	np	sp	op	3			3
<i>Trifolium lupinaster</i> L.	np	sp	pd	3, 4			3
<i>T. rubens</i> L.	y	sol	op	3, 4			2
<i>Valeriana collina</i> Wallr.	y	sol	pd	3, 5			2

женными В. И. Чопиком (19766) значениями: очень редко (op) — вид известен из 1—5 местонахождений; редко (pd) — вид известен из 6—10 местонахождений; спорадически (сп) — из 11—20 местонахождений и в небольшом количестве. В отдельной графе «мотивы охраны» цифрами указано: 1 — эндемики; 2 — реликты; 3 — виды, находящиеся на границе своего ареала; 4 — виды, редкие вследствие своих фитоценологических особенностей; 5 — виды, редкие вследствие изменения экологических условий, уничтожения из-за сырьевого значения (лекарственные, декоративные, технические и т. д.). Далее, согласно шкале, принятой комиссией по редким и исчезающим видам Международного союза охраны природы и ее ресурсов, для каждого вида приводятся категории охраны. Как видно из табл. 3, эти категории охраны видов для территории Ополья, УССР и СССР в целом не совпадают, а иногда даже существенно различаются. Более того, ряд видов, охраняемых в республике, как, например, *Hedera helix* L., *Neottia nidus-avis* (L.) Rich. и др., в Ополье не требуют охраны и, наоборот, такие виды, как *Trifolium lupinaster*, *Dictamnus albus*,

Cornus mas и другие, находящиеся здесь на границе ареала, должны охраняться.

По мере возрастания влияния хозяйственной деятельности человека на растительность и изученности флоры как в целом по СССР, УССР, так и по отдельным регионам, возможно увеличение или уменьшение числа охраняемых видов, отнесенных к той или иной части списка. Вследствие сокращения ареала, численности, обилия и активности популяций видов возможны изменения категории их охраны. Современные тенденции антропогенных изменений растительности наводят на мысль, как уже отмечал один из авторов статьи (Шеляг-Сосонко, 1973), о том, что общее число видов, нуждающихся в охране, будет увеличиваться, а категория охраны — возрастать.

Анализ современного состояния и причин сокращения ареалов и численности редких видов позволяет наметить меры по их охране. Как свидетельствует опыт охраны редких видов на Украине (Стойко, 1972, 1973а) и в Прибалтике (Сандер, 1976), наиболее эффективным способом сохранения видов является их охрана в заповедниках, заказниках, национальных парках и памятниках природы. Учитывая, как правило, незначительную площадь произрастания редких видов, целесообразно создавать для их охраны резерваты и заказники. Большая часть редких видов флоры Ополья, как и других регионов, обладает узкой экологической амплитудой: они приурочены к экстразональным и аэональным условиям — степным участкам, на которых планируется установить заповедный режим. Для этих видов наибольшую опасность представляют чрезмерный выпас скота, раннее скашивание, уничтожение из-за декоративности и т. д. Поэтому все эти виды необходимо как можно скорее взять под охрану. В настоящее время в Ополье организованы всего два заказника республиканского значения: Касовая гора и Чертовая гора, где в составе редких для региона и СССР в целом средневропейских степных сообществ охраняется большая часть приведенных в списке видов. В будущем несомненно следует взять под охрану степные участки возле г. Бережаны, где в сообществах с доминированием *Carex humilis* Leyss. произрастают *Hippocrepis comosa* и ряд других редких видов.

ЛИТЕРАТУРА

- Белоусова Л. С., Денисова Л. В., Никитина С. В. (1979): Редкие растения СССР. М., Лесная промышленность. — Биркмане К. Я., Табака Л. В. (1974). Охраняемые виды растений Латвийской ССР. Рига, Знатье. — Брадис Е. М., Андриенко Т. Л. (1973). Рідкісні та зникаючі види болотних рослин в УРСР та необхідність їх охорони. В кн.: Фізична географія та геоморфологія, 10. Київ, Вища школа. — Вухало М. О. (1967). Рідкісні рослини Західного Поділля в Гологорох та їх значення для вивчення історії рослинного вкриття. Вісн. Львів. унів., сер. біол., 3. — Вісюліна О. Д. (1954). Родина Бобові — *Leguminosae* Juss. В кн.: Флора УРСР, 6. Київ, Вид. АН УРСР. — Винтерголлер Б. А. (1976). Редкие растения Казахстана. Алма-Ата, Наука. — Витко К. Р., Николаева Л. П. (1976). Берегите зеленое чудо. Кишинев, Штиинца. — Воробьев Д. П. (1969). Редкие виды во флоре Приморья и Приамурья. В кн.: Вопросы ботаники на Дальнем Востоке. Владивосток. — Гродзинский А. М., (1975). Ценоотические исследования в ботанических садах и их значение в решении задач охраны растительного мира. Бюл. Гл. бот. сада, 95. — Денисова Л. В., Белоусова Л. С. (1974). Редкие и исчезающие растения СССР. М., Лесная промышленность. — Дідух Я. П. (1977). Систематична структура флори Ялтинського Гірсько-лісового державного заповідника. Укр. бот. ж., 34, 2. — Заверуха Б. В. (1964). Реліктові і ендемічні рослини Карпатських гір та необхідність їх охорони. В кн.: Охороняйте рідну природу. Київ, Наукова думка. — Заверуха Б. В. (1976). Збереження генотипу рідкісних рослин на Волинсько-Подільській височині. Укр. бот. ж., 33, 3. — Заверуха Б. В. (1978). Хорологічний аналіз флори Волинсько-Подолії. Тез. докл. VI Делегатск. съезда ВБО. Л., Наука. — Зелінка С. В. (1974). Про охорону рідкісних видів рослин на Західному Поділлі. В кн.: Охорона природи та рациональне використання природних ресурсів у західних областях УРСР, 1. Львів. — Зозулин Г. М., Пашков Г. Д. (1971). Охрана редких растений Ростовской области. В кн.: Географические проблемы изучения и освоения природных ресурсов Нижнего Дона и Северного Кавказа. Ростов-на-Дону, Изд. Ростов./Д. гос. унив. — Камелин Р. В. (1973). Флористический анализ естественной флоры горной Средней Азии. Л., Наука. — Камышев Н. С. (1973). Список эндемичных и редких растений Центрального Черноземья, подлежащих охране. В кн.: Охрана и рациональное использование биологических ресурсов Центрально-Черноземной полосы. Воронеж, Изд. Воронеж. унив. — Козловская Н. В., Парфенов В. И. (1972). Хорология флоры Белоруссии. Минск, Наука и техника. — Колесников Б. П., Гвоздев В. С., Шварц А. К., Тарчевский В. В. (1961). Задачи охраны природы и рациональ-

ного использования природных ресурсов Прикамья. В кн.: Охрана природы на Урале. Свердловск. — К о н о н о в В. Н. (1976). Редкие виды Ставропольской флоры. Тр. Ставроп. н.-иссл. инст. с/х, 39. — К р а с н а я к н и г а. Дикорастущие виды флоры СССР, нуждающиеся в охране. (1975). Л., Наука. — К р а с н о в а А. М. (1975). Про охорону ботаничних об'єктів Північного Приазов'я. Укр. бот. ж., 32, 6. — Л а в р е н к о Е. М. (1971). Об охране ботанических объектов в СССР. В кн.: Вопросы охраны ботанических объектов. Л., Наука. — Л у к с Ю. А., К р ю к о в а И. В., П р и в а л о в а Л. А. (1975). Растения флоры Крыма, рекомендуемые для заповедной охраны. Бюл. Гос. Никит. бот. сада, 3, 26. — М а л и н о в с к и й К. А. (1966). Рациональное використання, охорона і збереження флори західних областей України. Львів, Каменяр. — М а л ы ш е в Л. И. (1972). Площадь выявления флоры в сравнительно-флористических исследованиях. Бот. ж., 57, 2. — М о с е е в а А. Б. (1969). Охраняемые растения белорусской флоры. Минск, Наука и техника. — М о р о з І. І. (1970). Рідкісні рослини Товторового кряжа Поділля та їх охорона. В кн.: Охорона природи та рациональне використання природних ресурсів. Київ, Наукова думка. — Р е з о л ю ц и я XII Международного ботанического конгресса. Ленинград, 10 июля 1975 г. (1979). В кн.: XII Международный ботанический конгресс. Отчет. Л., Наука. — С а н д е р Р. А. (1976). Состояние и дальнейшие задачи по охране ботанических объектов в Эстонской ССР. В кн.: Актуальные вопросы современной ботаники. Киев, Наукова думка. — С и т н и к К. М. (1974). Організація, основні результати, перспективи розвитку ботаничних досліджень на Україні. Укр. бот. ж., 31, 2. — С и т н и к К. М. (1976). Сучасні ботанічні науки: проблеми, досягнення, перспективи. Укр. бот. ж., 33, 1. — С к р и п ч и н с к и й В. В. (1975). Пути и методы сохранения генофонда редких и исчезающих видов местной флоры. Бюл. Глав. бот. сада, 95. — С т о й к о С. М. (1972). Значення заповідних ботаничних об'єктів для вивчення, збереження, відновлення флори і рослинності та принципи їх створення. В кн.: Дослідження біогеоценозів західних областей УРСР, їх рациональне використання та охорона. Київ, Наукова думка. — С т о й к о С. М. (1973а). Научные основы организации заповедных территорий живой и неживой природы и их функциональная классификация в СССР. Изв. СО АН СССР, сер. биол., 5, 1. — С т о й к о С. М. (1973б). Нова галузь науки — охорона біосфери та її завдання на Україні. Вісн. АН УРСР, 1. — С т о й к о С. М. (1977). Карпатам зеленіти вічно. Ужгород, Карпати. — С т о й к о С. М., Ч о п и к В. І., Ш е л я г - С о с о н к о Ю. Р. (1977). Охорона флори і рослинності на Україні за 60 років Радянської влади. Укр. бот. ж., 34, 5. — Т о л м а ч е в А. И. (1931). К методике сравнительно флористических исследований. Журн. Русск. бот. общ., 16, 1. — Т о л м а ч е в А. И. (1959). О флоре о. Сахалина. Комаровские чтения, XII. Л., Наука. — Т о л м а ч е в А. И. (1970). Богатство флор как объект сравнительного изучения. Вест. ЛГУ, сер. биол., 9. — Т о л м а ч е в А. И. (1974). Введение в географию растений. Л., Изд. ЛГУ. — Ц и ц и н Н. В. (1975). Задачи ботанических садов в области охраны растений. Бюл. Глав. бот. сада, 95. — Ч о п и к В. І. (1970). Рідкісні рослини України. Київ, Наукова думка. — Ч о п и к В. І. (1976а). Актуальні питання охорони рослин. Укр. бот. ж., 33, 5. — Ч о п и к В. І. (1976б). Високогірна флора Українських Карпат. Київ, Наукова думка. — Ч е р в о н а к н и г а Української РСР. (1980). Київ, Наукова думка. — Ш а п о ш н и к о в Л. К. (1971). Вопросы охраны природы. М., Лесная промышленность. — Ш е л я г - С о с о н к о Ю. Р. (1973). До питання про індивідуальну охорону рослин на Україні. Укр. бот. ж., 30, 2. — Ш е л я г - С о с о н к о Ю. Р. (1980). О конкретной флоре и методе конкретных флор. Бот. ж., 65, 6. — Ш е л я г - С о с о н к о Ю. Р., Д и д у х Я. П. (1975). О состоянии и перспективах исследований флоры Украины. Бот. ж., 60, 8. — Ю р ц е в Б. А. (1968). Флора Сунтар-Хаята. Л., Наука. — Ю р ц е в Б. А. (1975). Некоторые тенденции развития метода конкретных флор. Бот. ж., 60, 1. — Ю р ц е в Б. А., Т о л м а ч е в А. И., Р е б р и с т а я О. В. (1978). Флористическое ограничение и разделение Арктики. В кн.: Арктическая флористическая область. Л., Наука. — S z a f e r W. (1977). Szata roslinna Polski, 1. Wyd. 3. Warszawa, Panstwowe Wydawnictwo Naukowe.

Институт ботаники
им. Н. Г. Холодного АН УССР,
Киев.

Получено 28 VII 1980.

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 002.01 : 581.3

Сравнительная эмбриология цветковых. — Л.: Наука, 1981, 264 с.
Ц. 4 р. 20 к. Т. 1400.

E. L. KORDYUM. (A REVIEW). COMPARATIVE EMBRYOLOGY OF FLOWERING PLANTS. 1981

Вышел в свет первый том 5-томного издания «Сравнительная эмбриология цветковых». Это первое в отечественной литературе по полноте охвата справочное руководство в области сравнительной эмбриологии покрытосемянных растений; в завершенном виде издание должно включать более 400 семейств покрытосемянных растений, т. е. почти все семейства по системе А. Л. Тахтаджяна (1966 г.), за исключением ряда семейств субтропической и тропической флоры, эмбриология которых остается неизученной до настоящего времени. Первый том руководства охватывает 63 семейства, от *Winteraceae* до *Juglandaceae*. В расширенных эмбриологических диаграммах семейств, составленных на основе литературных данных и материалов собственных исследований авторов, освещены особенности строения пыльников и семязачек, пыльцевых зерен и зародышевых мешков, вхождения пыльцевой трубки в семязачку, эндосперма и зрелого зародыша. Отмечены типы образования стенки микроспорангия, тетрад микроспор, типы женского археспория, зародышевых мешков, эндосперма и эмбриогенеза. Описаны отклонения от нормального хода развития. Материал книги хорошо иллюстрирован многочисленными рисунками. Для каждого семейства после описания его эмбриологии дан список исследованных видов и библиографический список по годам. Полная библиография приведена в конце тома в алфавитном порядке; имеется указатель латинских названий растений. Книга снабжена словарем основных терминов, используемых при составлении эмбриологических характеристик семейств.

Надо отметить своевременность появления такого рода сводки. В ней обобщен обширный и разнообразный материал, накопленный начиная с 50-х гг. XIX в. в области изучения внутренних структур генеративных органов на последовательных этапах их формирования и полового процесса у покрытосемянных растений. Этот труд облегчает использование данных сравнительной эмбриологии в целях углубленного изучения других разделов эмбриологии. Расположение материала книги по наиболее полной и принятой в настоящее время системе Тахтаджяна значительно увеличивает ее научную информативность.

В рецензируемом труде показано большое значение сравнительно-эмбриологического метода для выяснения вопросов эволюционной и экспериментальной эмбриологии растений, систематики и филогении покрытосемянных. Эмбриологические признаки являются наиболее «консервативными» структурами растительного организма. В связи с этим большинство их относительно постоянны, незначительно подвержены действию экологических факторов и, таким образом, являются «надежными» (по терминологии Э. Майра) таксономическими признаками. В настоящее время в литературе уже имеется много примеров успешного применения в ботанике данных, полученных сравнительно-эмбриологическим методом.

Следует отметить последовательность и четкость описания эмбриологии отдельных семейств, сделанного по единому образцу — вначале приводятся данные, касающиеся элементов андроеца — особенности строения пыльника, в частности формирование стенки микроспорангия, тапетального слоя, образование тетрад микроспор, расположение микроспор в тетрадах, структура зрелых пыльцевых зерен; затем дается характеристика элементов гинецея — особенности строения семязачек, в частности число интегументов и число слоев клеток, формирование микропиля, структура нуцеллуса, дифференциация женского археспория, расположение макроспор в тетрадах, развитие зародышевых мешков; отмечается специфика прохождения пыльцевых трубок, оплодотворения, эндоспермогенеза и эмбриогенеза.

Наличие словаря основных терминов дополняет материал книги и облегчает его использование специалистами других областей ботаники.

Желательно, по нашему мнению, в одном из последующих томов издания кратко осветить таксономическую и филогенетическую ценность эмбриологических признаков, а также показать применение этих знаний при решении спорных вопросов систематики и установления родственных связей между различными таксонами покрытосемянных растений.

В заключение хочу отметить большой труд авторов справочного руководства и пожелать им успешного завершения работы и своевременного опубликования последующих томов ценного и крайне нужного для ботаников издания.

Е. Л. Кордюм.

Институт ботаники
им. Н. Г. Холодного АН УССР,
Киев.

Получено 10 XI 1981.

ХРОНИКА

УДК 002.704.31 : 502.7 (47+57)

**ВСЕСОЮЗНЫЙ СИМПОЗИУМ «ОХРАНА ГЕНОФОНДА ПРИРОДНОЙ ФЛОРЫ»
(Новосибирск, 14—16 X 1980)**

К. А. SOBOLEVSKAYA, V. P. SEDELNIKOV. THE ALL-UNION SYMPOSIUM «THE PROTECTION OF THE GENOFUNDS OF NATURAL FLORA» (NOVOSIBIRSK, 14—16 X 1980)

С 14 по 16 X 1980 в г. Новосибирске проходил Всесоюзный симпозиум, посвященный проблемам сохранения генетического фонда природной флоры. Симпозиум был создан на основании решения Научного Совета АН СССР по проблеме «Биологические основы рационального использования, преобразования и охраны растительного мира» и распоряжения Президиума СО АН СССР. Организаторами симпозиума явились Всесоюзное ботаническое общество и Центральный Сибирский ботанический сад (ЦСБС) СО АН СССР, на базе которого и был проведен симпозиум. Председатель Оргкомитета — Л. И. Малышев.

В работе симпозиума приняли участие 83 человека из 18 городов страны. Было заслушано 23 доклада; 22 доклада представлено на стендах.

Значение проведения симпозиума по охране генофонда флоры и необходимости координации исследований в этом направлении было отмечено во вступительном слове исполняющей обязанности председателя оргкомитета К. А. Соболевской.

Доклады были посвящены следующим основным направлениям проблемы: трансформация флоры под влиянием антропогенного фактора и экологический оптимум сохранения редких и исчезающих видов растений; принципы выделения, учета, классификации редких видов и их охраны; оценка критического состояния популяции; состояние флор отдельных регионов, принципы и методы составления региональных сводок по редким и исчезающим видам растений; сохранение исчезающих растений в искусственных резерватах и в ботанических садах.

Доклад А. М. Семеновой-Тянь-Шанской был посвящен необходимости сохранения редких растений и растительных сообществ и экосистем, в которых они произрастают. В заключение докладчик как председатель секции «Научные основы охраны растительного мира» доложила о том, что в резолюции годичного собрания проблемного Совета всем ведущим ботаническим учреждениям СССР предложено включить в тематику работ предстоящего пятилетия исследования, связанные с подготовкой основ законодательства СССР по охране растительного мира и создания системы мониторинга растительного покрова.

Проблема охраны генофонда растений в промышленных районах была затронута в докладе Е. Н. Кондрагока и Р. И. Бурды, а те же вопросы для районов развитого земледелия и животноводства освещены в докладе Д. С. Дзыбы.

В. С. Шарашова, Т. А. Белова и Н. А. Шиварова доложили о влиянии режима использования на экологический спектр луговых сообществ и степень их трансформации в зависимости от интенсивности этого воздействия.

М. Г. Вахромеева и Л. В. Денисова на примере изучения популяций орхидных на постоянных пробных площадках показали возможные подходы к оценке современного и будущего состояния отдельных редких видов.

Доклад С. А. Дыренкова и А. Е. Бородиной был посвящен изменению флоры и растительных группировок первичного таежного леса в результате концентрированных рубок (на примере заповедного участка «Вепский лес» на Валдайско-Онежской гряде).

Доклады С. С. Харкевича и Г. А. Пенсковой дали ценный материал о выявлении видового состава редких и исчезающих растений и опыте составления региональных сводок по видам, нуждающимся в охране. С. С. Харкевич рассказал о завершении ботаниками ДВНЦ АН СССР работы над книгой «Редкие виды растений советского Дальнего Востока», в которую

включено 300 видов сосудистых растений. Г. А. Пешкова отметила, что первоочередной задачей ботаников всех регионов является выявление видов растений, находящихся под угрозой исчезновения, и поделилась опытом составления сводки по Центральной Сибири, выполненной ею совместно с Л. И. Малышевым.

Группа докладов была посвящена охране генофонда низших растений. Так, Х. Трасс и Т. Рандлане вскрыли причины обеднения лишенофлоры, дали рекомендации по организации охраны лишайников и привели список из 25 видов для включения в «Красную книгу СССР». Доклад Б. А. Томилина был посвящен проблеме охраны грибов.

Серия стендовых докладов освещала вопросы охраны флоры на заповедных территориях: например доклад В. В. Гороховой «Научные основы сохранения генофонда флоры на изолированных и охраняемых территориях» и группа докладов по заповедникам Центрально-Черноземному, Жигулевскому им. И. И. Спрыгина и Приморского края.

Группа докладов была посвящена роли ботанических садов как резерватов, в которых могут сохраняться исчезающие виды. Е. Е. Гогина, П. И. Лапин и А. К. Скворцов показали, что в исследовательской деятельности 115 ботанических садов СССР вопросы сохранения генофонда флоры приобретают все большее значение. С 1974 г. в составе Совета ботанических садов СССР работает Комиссия по охране растений, а при всех 11 региональных советах ботанических садов созданы комиссии охраны растений. Ботанические сады ведут активную работу по выявлению и изучению в природе исчезающих растений. Докладчики показали сложность сохранения в резерватах исчезающих растений и сообщили, что Комиссия по охране растений разработала правила для коллекторов ботанических садов по сбору растений для их интродукции.

К. А. Соболевская в своем докладе акцентировала внимание на региональных особенностях сохранения растений в ботанических садах и на методах их культивирования, в частности в моделированных ценозах. Этим же вопросам был посвящен доклад И. И. Сиктуры и Н. Е. Антоноук. Они доложили о работе, которая ведется на Украине, и о значении имеющихся в ботанических садах ботанико-географических участков для создания экологического фона, где более успешно, чем при деляночном методе, могут сохраняться реликтовые и эндемичные виды. Об опыте интродукции редких и исчезающих растений доложили Е. А. Сидорович и Г. В. Пашина — по Белоруссии и С. А. Мамаев — по Среднему Уралу.

В заключительной части симпозиума был заслушан ряд докладов по отдельным вопросам. Л. С. Плотникова рассказала об охране флоры и растительности в США. К. А. Соболевская представила составленную при участии Л. И. Малышева программу запланированной серии выпусков «Биология нуждающихся в государственной охране видов растений Сибири», в которой будут представлены результаты исследовательской работы большого коллектива ботаников сибирского региона. Был заслушан доклад В. И. Некрасова о сохранении генофонда редких растений при долгосрочном хранении семян.

В дискуссии и в обсуждении докладов выступили А. М. Семенова-Тян-Шанская, А. А. Положий, А. В. Куминова, А. К. Скворцов, С. С. Харкевич, Б. А. Юрцев, А. В. Селедец и др.

Симпозиум принял следующее решение.

1. Отметить, что проведением симпозиума была достигнута основная цель — объединение усилий научной общественности страны для сохранения генетического фонда флоры и разработка стратегии и тактики ее охраны.

2. Просить проблемный Совет «Биологические основы рационального использования, преобразования и охраны растительного мира» ходатайствовать перед Министерством сельского хозяйства СССР о привлечении к подготовке проекта основ законодательства по охране растительного мира ведущих ботанических учреждений страны и всей ботанической общественности, считать необходимым придать «Красной книге СССР» официальный статус Закона.

3. Просить проблемный Совет принять меры по осуществлению широкого обсуждения проекта типовых положений об охраняемых природных территориях и ботанических садах и ускорению его утверждения.

4. Просить проблемный Совет и Президиум ВБО вновь возбудить ходатайство о создании единого госкомитета или министерства по охране природы и заповедному делу, передав ему управление всеми государственными заповедниками.

5. Просить Отделение общей биологии АН СССР возбудить ходатайство об учреждении всесоюзного журнала «Охрана живой природы».

6. В связи с подготовкой второго издания «Красной книги СССР» считать целесообразным разделить ее на два тома: животные и растения. Включить во второй том все виды расте-

ний, рекомендуемые к охране АН СССР и ВБО, в том числе низшие растения и грибы, а также растительные сообщества, нуждающиеся в охране.

7. Просить проблемный Совет предложить научным ботаническим учреждениям и ботаническим кафедрам вузов включить в план работ тему «Экологические основы охраны генофонда флоры СССР», решить вопрос о координации этих исследований и рекомендовать ботаническим учреждениям ускорить работу по составлению списка растительных сообществ, нуждающихся в охране.

8. Просить Совет ботанических садов СССР поручить Комиссии по охране растений подготовить проект правил и рекомендаций сбора редких видов растений для научных, практических или учебных целей и опубликовать их в «Ботаническом журнале».

9. Уделять особое внимание вопросам охраны растительного мира при проведении ресурсоисследовательских исследований.

10. Одобрить разработанную ЦСБС программу по составлению и подготовке к изданию серии выпусков «Биология нуждающихся в государственной охране видов растений Сибири».

11. Одобрить проводимую ботаническими садами работу по охране редких видов растений, рекомендовать и далее развивать исследования по теории и методам их интродукции, считать перспективным метод сохранения растений в искусственных ценозах.

12. Рекомендовать секции «Научные основы охраны растительного мира» проблемного Совета организовать школу по современным методам исследования биологии и экологии редких видов, включая генетические, в целях разработки режимов охраны этих растений, а также организовать совещание по инвентаризации нуждающихся в сохранении редких и эталонных зональных сообществ и по выработке режимов их поддержания.

13. Считать целесообразным проведение совещания по научным основам охраны растительного мира в ботанических садах, в дендропарках и других рекреационных территориях.

14. Просить Министерство просвещения СССР усилить в школьных программах вопросы охраны растительного мира.

В заключение Симпозиум одобрил деятельность ЦСБС по охране генофонда флоры, поблагодарил его руководство за организацию мероприятия и обратился к нему с просьбой об издании материалов симпозиума.

К. А. Соболевская, В. П. Седельников.

Центральный Сибирский ботанический сад
СО АН СССР,
Новосибирск.

Получено 6 IV 1981.

УДК (100) 58 (063)

XIII МЕЖДУНАРОДНЫЙ БОТАНИЧЕСКИЙ КОНГРЕСС (Сидней, Австралия, 21—28 VIII 1981)

P. I. LAPIN, L. I. MALYSHEV, K. M. SYTNIK, M. KH. CHAILAKHUYAN.
XIII INTERNATIONAL BOTANICAL CONGRESS (SYDNEY, AUSTRALIA, 21—28 AUGUST 1981)

XIII Международный ботанический конгресс был организован Австралийской академией наук (президент академии — ботаник L. Evans) под эгидой Международного союза биологических наук (IUBS) на базе Университета Сиднея.¹ Президентом конгресса был R. Robertson, исполнительным секретарем — W. Crisp, оба из Университета Сиднея. В работе приняли участие около 3200 ботаников, в том числе до 2000 человек из 70 зарубежных стран, от СССР были П. И. Лапин, Л. И. Малышев, К. М. Сытник (руководитель делегации), М. Х. Чайлахян.

Состоялись пред- и послеконгрессные многодневные ботанические экскурсии для ознакомления с флорой и растительностью континента и близлежащих островов (Тасмания, Большой Барьерный риф, Лорд-Хау) — всего 36 различных экскурсий. Некоторые из них были специализированными, ориентированными на ознакомление с лишайниками, мхами, палеоботаническими объектами, водорослями океана и пресных вод.

Перед открытием Конгресса и в вечернее время в дни его работы были организованы встречи и заседания международных и австралийских ботанических обществ, комиссий и ассоциаций, в частности:

¹ Сидней — столица штата Новый Южный Уэльс, число жителей около 3.1 млн.

- Отделения ботаники и микологии IUBS;
- международных ассоциаций — ботанических садов, лихенологии, физиологии растений, таксономии растений, биологов водных сосудистых растений, бриологов, птеридологов, анатомов древесины, микологической;
- международной комиссии по палинологии;
- международных организаций — палеоботаники и биосистематики растений;
- международных обществ — филологического, морфологов растений.

Собравшаяся в г. Канберра 17—20 августа Международная ассоциация ботанических садов организовала симпозиум по проблемам сохранения угрожаемых видов растений и усиления осведомленности граждан в вопросах охраны генофонда растений. Председатель Совета ботанических садов СССР П. И. Лапин был избран заочно вице-президентом ассоциации.

Рабочим языком конгресса был английский. Синхронный перевод на другие языки не предусматривался. Пленарными были только первое и последнее заседания Конгресса. Первое из них состоялось в здании оперного театра и было посвящено официальной церемонии открытия Конгресса. Конгресс открыл генерал-губернатор Австралии Z. Cowen.

Работа Конгресса проходила по секциям.

Номенклатурная секция работала 17—21 августа (т. е. перед официальным открытием Конгресса) совместно с Генеральной ассамблеей Международной ассоциации таксономии растений. В отличие от других секций Конгресса она не имеет самостоятельного порядкового номера. Основная задача этой секции — очередная ревизия Международного кодекса ботанической номенклатуры.²

Остальные 13 секций (№№ 1—12, 8А) провели симпозиумы и отдельные заседания. На заседаниях заслушивались краткие сообщения (contributed papers) и демонстрировались стендовые материалы (posters). Предварительно были опубликованы тезисы докладов (всего свыше 2 тыс. тезисов).

Наиболее важные научные проблемы обсуждались на симпозиумах (1—3-е заседания). Обычно на каждом из заседаний заслушивалось лишь несколько докладов длительностью чаще всего по 30 или 45 мин с последующей общей дискуссией. Доклады на симпозиумах были в основном заказными. На каждое из кратких сообщений отводилось по 12 мин, с добавлением 3 мин для ответа на вопросы.

На симпозиумах были обсуждены следующие проблемы:

Секция 1. Молекулярная ботаника: передача энергии мембранами; сравнительные аспекты структуры и функций фотосинтетических мембран; молекулярные аспекты фотоморфогенеза; генная экспрессия и состав белков органелл; электрические явления у растений; тургорные движения; механизмы водного обмена; транспорт протонов: механизмы, контроль и функции.

Большое внимание уделялось молекулярным аспектам морфогенеза. В частности, показано, что цитокинины могут действовать на уровне синтеза и функционирования мембран (D. Elliott, Австралия). Много работ было посвящено фитохрому; с помощью спектрального анализа показаны конформации хромофора у обеих его форм (P.-S. Song, США) и выяснено строение белковой части молекулы, которая оказалась димером, состоящим из мономеров в 120 000 Дальтон (L. Pratt, США). С использованием иммунохимических методов исследована внутриклеточная локализация фитохрома (P. Quail, G. Bolton, J. Tokuhisa, R. Viersta, США).

Секция 2. Метаболическая ботаника: метаболизм уникальных и вторичных сложных образований; метаболический транспорт органеллами; ассимиляция азота: энергия, регуляция и транспорт; регуляция фотосинтетических энзимов; дискриминация устойчивых изотопов и пути фотосинтеза: фотосинтез у C_4 и CAM растений: механизм, разнообразие и регуляция; биохимическая регуляция фотодыхания; биохимия растительных гормонов; метаболизм и регуляция: углеводы, липиды; метаболизм митохондрий и передача энергии; метаболизм серпистых соединений; накопление протеина семенами: биосинтез и мобилизация.

Большинство докладов касалось вопроса об особенностях метаболизма и функционирования фитогормонов. Так, представлена карта основных путей метаболизма природных цитокининов и приведена характеристика ферментных систем, участвующих в синтезе, разрушении и конъюгировании цитокининов (D. Letham, L. Palni, Австралия). Рассмотрены ос-

² Номенклатурная секция обсудила, в частности, выдвинутое Л. И. Малышевым предложение № 66 с рекомендацией 9А ввести в обиход обозначения *vivo-type*, *clonotype*, *substituto-type*. Они позволяют при необходимости выделять из выращиваемых в некоторых ботанических садах «живых типов» эталонный для таксономии гербарный материал.

новые эндогенные факторы, определяющие внутриклеточную концентрацию ИУК (R. Bandursky, США). Показана роль пероксидаз как компонента действия ауксинов и этилена (A. Smith, W. Morrison, P. Milham, Австралия), пути биосинтеза этилена (K. Bradford, США), биосинтез гиббереллинов у высших растений (J. Graebe, ФРГ).

Следует подчеркнуть, что на Конгрессе выявилась тенденция перемещения центра современных молекулярно-биологических, и в частности молекулярно-генетических, исследований в область растительного мира. Для молекулярной биологии растения являются чрезвычайно сложным биологическим объектом, однако, как показал Конгресс, фронт работ в этом направлении в настоящее время развернут довольно широко. Много работ, заслушанных и обсужденных на секциях по молекулярной и метаболической ботанике, а также на секции по генетической ботанике, было посвящено изучению белков высших растений как на уровне индивидуальных белков и белковых комплексов, так и на уровне их генетической системы. Много внимания уделено также структуре геномов высших растений и генов хлоропластов. Рассмотрены современные достижения в преодолении барьеров несовместимости и причины изменчивости, в первую очередь кариотипические изменения, хромосомные перестройки, амплификация генов и др. Однако, несмотря на определенные успехи молекулярной биологии и молекулярной генетики растений, такие фундаментальные проблемы, как генетика фотосинтеза и азотфиксации, еще ждут своего решения. Тем не менее опыт XIII Международного ботанического конгресса показывает, что использование в различных разделах ботаники и особенно в систематике и физиологии растений современных методов молекулярной биологии и молекулярной генетики позволит решить многие теоретические и практические вопросы, связанные с глубоким познанием растительного мира и более эффективным использованием растений для нужд человечества.

Секция 3. К л е т о ч н а я и с т р у к т у р н а я б о т а н и к а: клеточные основы морфогенеза (пространственный контроль клетки, полярность, цитодифференциация, митоз, органогенез, тип и положение); структура и биогенез клеточной стенки; транспорт на короткие расстояния в связи с деятельностью железок; внутриклеточное движение: механизм, роль в транспорте и биологии развития; значение протопластов в биологии растительной клетки.

Большую часть сообщений представляли результаты электронномикроскопического изучения клеточных оболочек и органелл клеток. Так, проведено изучение развивающейся клеточной стенки и образования микрофибрилл целлюлозы. В частности показано, что гиббереллин приводит к изменениям в ориентации микротрубочек и отложении целлюлозы (J. Willison, Канада), а колхицин разрушает микротрубочки (H. Shibaoka, Япония).

Секция 4. Б о т а н и к а р а з в и т и я: переход к цветению, передовые рубежи экспериментальной эмбриологии; развитие и физиология корня; коммуникация в развивающихся системах: взаимодействие пыльцы и рыльца; восприятие гормона и транспорт; роль физических сигналов; взаимодействие покрытосемянных растений с паразитами; контроль за удлинением клетки; длиннодистанционный транспорт; аксономы и принципы построения растений; процессы развития у водных сосудистых растений.

В этой секции особое внимание привлек симпозиум «Переход к цветению». Сопредседателем этого симпозиума являлся академик М. Х. Чайлахян. Он же сделал вступление к симпозиуму, в котором представил общую схему регуляции цветения высших растений. Цветение всех растений проходит в две фазы: интродукции и эвокации, где действующими являются стимуляторные факторы. Наряду с этим действуют факторы, ингибирующие цветение. Флоральный морфогенез наступает как результат сбалансированного действия факторов, стимулирующих и задерживающих цветение.

На симпозиуме были представлены сообщения об участии фитохрома в регуляции времени зацветания (R. King, Австралия). Разобрано значение уровня сахаров в апикальной меристеме для контроля над переходом растений к цветению, при этом предполагается, что фитохром и высокая энергетическая реакция фотоморфогенеза участвуют в процессе регуляции цветения путем изменения транспорта и мобилизации продуктов фотосинтеза (D. Friend, США). Рассмотрены проблемы эвокации цветения (G. Bernier, Бельгия), ингибирования цветения у гороха (I. Murfet, Австралия), в результате выявлены гены, ответственные за продуцирование ингибитора цветения и за чувствительность апекса к этому ингибитору. Ингибирование цветения обнаружено у фотопериодически чувствительных растений табака, выросших при неблагоприятных для цветения условиях, которые задержали цветение нейтрального к длине дня привоя (A. Lang, США). Эта работа была частью комплексной советско-американской темы и проводилась в Институте физиологии растений им. К. А. Тимирязева АН СССР и в Мичиганском университете в США. Рассматривалось также участие зачатков одних органов цветка в контроле роста и формирования других органов цветка (R. Lindon,

Великобритания), а также различные виды рясок как модель для исследования цветения (A. Takimoto, Япония).

На других симпозиумах этой секции были сделаны сообщения, касающиеся основных проблем современного учения о гормонах растений: рецепторы гормонов (M. Venis, Великобритания; G. Katekar, Австралия; A. Ballio, Италия), геотропизм (M. Wilkins, Великобритания; A. Sievers, ФРГ; M. Goldsmith, США), внутриклеточные механизмы контроля роста разными фитогормонами (R. Cleland, США; H. Göring, ГДР; M. Katsumi, Япония).

Секция 5. Ботаника окружающей среды; сравнительные аспекты и значение в окружающей среде систем C_3 , C_4 , САМ; подразделение ассимилятов; угнетение корня; азот и старение листа; реакции и адаптации: к азотной недостаточности, низким температурам и заморозкам, засоленности и водному стрессу (культурные, дикие и холодолюбивые растения); реакции на экстремальную температуру и облучение; моделирование как средство интеграции реакций на внешние условия; зависящие от внешних условий пределы продуктивности пшеницы и ячменя и др.

В ряде докладов на секции отмечалась роль фитогормонов в формировании устойчивости к засухе (B. Loveys, Австралия), к засолению (W. Downton, B. Loveys, Австралия), в регуляции перераспределения ассимилятов и их направленного потока (Z. Starck, R. Antoszewski, Польша; J. Patrick, Австралия).

Секция 6. Ботаника сообществ: биология и экология маревых кустарниковых сообществ; биология популяций: современный анализ; насущные вопросы анализа растительности; рациональное использование растительности; островная биогеография: развитие растительности океанических вулканов; сукцессии растительности и др. (см. также описание деятельности Конгресса по комплексной проблеме «Охрана растительного мира»).

В части докладов показано, что некоторые из обычных для австралийской флоры растений экологически хорошо приспособлены к действию палов, которые с доисторических времен свирепствуют на континенте. Палы способствуют обсеменению ряда растений, обычно не уничтожают почвенного запаса семян и в то же время сокращают численность листогрызущих насекомых (I. Noble, A. Wellington, H. Comins, Австралия). Однако вопрос о частоте и интенсивности палов, благоприятных для растительности кустарниковых пустошей (shrublands), все еще остается дискуссионным.

Секция 7. Генетическая ботаника: организация ядерного генома и генная экспрессия; генетика белков семян; функции гена при развитии растений в онтогенезе; переходные рубежи в селекциях растений (совместно с секцией 12); генетика растительных популяций; генетика патогена и хозяина; новейшие перспективы в области биохимической генетики растений; цитогенетика и цитозволюция.

Секция 8. Систематика и эволюционная ботаника: новые данные о родственных отношениях и современные системы покрытосемянных; адаптивные стратегии в популяциях растений; классификация папоротникообразных; видообразование в тропических дождевых лесах; географическая изменчивость видов высших растений; хемосистематика и коэволюция; макромолекулярные подходы к систематике; систематика и эволюция *Liliiflorae*; *Myrtales* — построение и родственные отношения; эволюция аридных флор; морфология соцветий и ее применение в систематике и др.

В ряде докладов показана результативность для систематики растений методов анализа на макромолекулярном уровне: учета данных об энзимах (H. Hurka, ФРГ), применения усовершенствованной методики иммуноэлектрофореза (Yoo Sung Lee, Южная Корея), анализа накопления протеинов и их субъединиц (U. Jensen, B. Crumpe, ФРГ), а также моноклиальных антител (H. Schneider, ФРГ). По данным хемотаксономического анализа на макромолекулярном уровне расшифрованы систематика и эволюция семейства лавровых (K. Kubitzki, ФРГ). Новые материалы получены на основе анализа непротеиновых аминокислот (E. Bell, Великобритания), пирилизидиновых алкалоидов и карденолидов (J. Edgar, Австралия), флавоноидных комплексов (D. Giannasi, США) и сесквитерпеновых лактонов (E. Rodriguez, США). В целом арсенал хемотаксономических методов значительно возрос за последние годы.

Секция 8А. Бриология: экология и биология размножения; аспекты экспериментальной бриологии; биосистематика и структура бриофитов; хемосистематика и структура бриофитов и др.

Секция 9. Грибная ботаника: таксономия высших грибов; таксономия низших грибов; тихоокеанская микоеогеография; грибы на поверхности сосудистых растений; определение и специфичность взаимоотношений растения и патогена; микоризные растения: некоторые физиологические и экологические аспекты; лишайники аридных регионов; задачи ис-

следований по систематике лишайников в 80-х годах; развитие лишайниковых (лихенизированных) грибов; роль вторичных симбионтов в лишайниковом симбиозе и др.

Секция 10. Морская и пресноводная ботаника: новые концепции морфологии и анатомии водорослей; половое воспроизведение и онтогенетическое развитие водорослей; таксономические концепции синезеленых водорослей; таксономия и биология диатомовых и других микроводорослей; морская трава и ее экосистемы; структура и динамика: пресноводных бентосных сообществ, сообществ фитопланктона, морских бентосных сообществ; динамика тропических рифов; биогеография бентосных морских растений южного полушария; антарктическая фикология; рациональная организация использования сообществ водных макрофитов; физиологические адаптации водорослей; использование макроводорослей: общее, коммерческое и др.

Секция 11. Историческая ботаника: физиологическая эволюция наземной флоры: заселение суши, конкуренция и оптимизация стратегий; голосемянные: палеозойские и мезозойские; экология возделываемых растений и системы возделывания на американском континенте; покрытосемянные: происхождение и эволюция; использование данных о кольцах древесины в экологии и климатологии; развитие региональных типов растительности (совместно с секцией 6); региональная флористика раннего этапа третичного периода; растения Гондваны и др.

Секция 12. Прикладная ботаника: повышение продуктивности растений: приближение к физиологическому пределу; культура клеток и генетика соматических клеток в связи с биологией растений; значение этноботаники для благосостояния человека; улучшение использования воды культурными растениями на сухих землях; мобильность азота в экосистемах; питание деревьев; значение фитотрофов для селекции растений и ботанических исследований; эффект «обратной стороны» в прикладной ботанике и др.

В этой секции особое внимание привлек симпозиум «Растения как заменители нефти». На нем были обсуждены следующие темы: перспективы глобального спроса на жидкое топливо и потенциал биомассы (R. Gifford, Австралия); многообещающая энергетическая продуктивность экваториальных болот, экосистем тропических равнин и высокогорий (M. Flach, Австралия); спирт из сахарного тростника и кассавы в Австралии (N. McLean, Австралия); масло из семян как источник дистиллята и его потенциал в Австралии (W. Rawlins, Австралия); углеводы и тритерпены из млечных клеток растений (P. Mahlberg, США); стимуляция образования высокомолекулярных масел и терпентина у трех видов сосен способом паракватной обработки (R. Holton, США); энергетический анализ плантационного лесоразведения на примере *Pinus radiata* (K. Wells, Австралия); значение для энергетической продуктивности лесоразведения *Pinus radiata* на основе учета требований по подкормке (H. Madgwick, Новая Зеландия); потенциал продуктивности *Eucalyptis grandis* при выращивании на сокращенном обороте и при загущенной посадке (D. Rockwood, R. Fischer, L. Conde, США). Высказано мнение, что при условии предварительного проведения исследований из растений могут быть получены практически неограниченные запасы энергии, однако даже при современном уровне знания может быть устранена зависимость от ископаемого топлива путем замены его на жидкое топливо, получаемое из специально выращиваемых для этого растений (D. Bellamy, Австралия).

Вопросы охраны растительного мира обсуждались на ряде симпозиумов по отдельным секциям или иногда на совместных заседаниях двух или трех секций. Это позволило осветить всю проблему с позиций различных научных подходов. Секции 5 и 8 рассмотрели реакции растений на токсичность тяжелых металлов и адаптации к ней; влияние загазованности атмосферы (газовой pollution) на рост высших растений, мохообразных и лишайников (совместно с секциями 8А и 9); воздействие на растения озона, ультрафиолетовой радиации и пестицидов. Секция 6 организовала симпозиумы: направление и мера изменчивости подверженных палам экосистем; угрожаемое состояние тропических дождевых лесов; экосистемный синтез растительности нарушенных земель; загрязнение внешней среды и эволюция; стрессовое состояние растительности под влиянием травоядных животных. Кроме того, ряд кратких сообщений секции 6 был посвящен исследованиям нарушенной растительности. Особый симпозиум секции 10 обсудил будущее засоленных топей и мангровых зарослей. Секция 11 на симпозиуме рассмотрела вопросы влияния человека на изменение ареалов растений. Секция 12 провела симпозиумы по следующим вопросам: природа сорняков и их происхождение; растения и будущее нашей внешней среды; охрана генофонда растений.

Был организован также вечерний общий симпозиум на тему «Углекислота в земной атмосфере» с докладами «Энергия углекислоты и климат» (G. Reagman, Австралия) и «Увеличится ли продуктивность сельскохозяйственных культур при возросшем содержании углекислоты?» (R. Gifford, Австралия). В первом докладе было отмечено, что за последние 20 лет

увеличилось содержание углекислоты в атмосфере на 6% вследствие сжигания каменного угля, нефти и газа и что к 2030 г. возможно увеличение содержания углекислоты в атмосфере на 60—100% по сравнению с современным уровнем. Во втором докладе показано, что высокое содержание углекислоты увеличивает рост и урожайность не всех видов растений. Может усилиться консервация воды растениями. В некоторых регионах земного шара в случае повышения содержания углекислоты в атмосфере будет повышаться урожайность сельскохозяйственных культур, а в некоторых других районах, наоборот, понижаться.

Многие ботаники из разных стран мира выразили на конгрессе озабоченность в связи с нежелательными изменениями флоры и растительности земного шара под влиянием антропогенных воздействий и привели данные исследований по рациональному использованию растительных ресурсов биосферы с учетом прогноза изменений окружающей среды. Это нашло отражение в ряде положений резолюции Конгресса.

Поскольку Конгресс был организован впервые в южном полушарии, в его тематику был включен ряд докладов о растительном мире тропической и субтропической зон и непосредственно самой Австралии. В этой связи интересны следующие симпозиумы:

По секции 6: эвкалиптовые леса и саванны (woodlands); опыление и эволюция; устойчивость к засухе кустарниковых зарослей средиземноморского типа — экофизиологические проявления, их функции и эволюция.

По секциям 6 и 11 (совместные симпозиумы): устойчивость и смена растительности: в лесах из *Nothofagus*; мангровых зарослях.

По секции 8: происхождение и формирование разнообразия австралийской флоры; биология и варьирование эвкалиптов; родственные связи флор австралийских дождевых лесов.

По секции 8A: биогеография Австралазии и Пацифики.

По секции 11: история ботанических исследований Австралазии; экология использования растений, одомашнивание растений и развитие системы сельского хозяйства в регионе Юго-Восточной Азии и Пацифики — доисторический этап; развитие ботанико-географического типа растительного покрова (pattern) в Австралии.

Некоторые секции организовали своеобразные «мастерские» (workshops), где были показаны исследования, проведенные с использованием новых методов и современного лабораторного оборудования: секция 3 — по низким температурам и микроаналитической технике, по иммуноцитохимической технике и флуоресцентной микроскопии, по растительным мембранам и органеллам; секция 4 — по иммунологии и развитию растений; секция 10 — по экспериментальному изучению прилиторальных сообществ крупных бурых водорослей. Кроме того, было организовано знакомство с расположенной в отдалении от Сиднея Лабораторией Бербанка по культуре тканей. Она занимается коммерческим производством биомассы растений и созданием новых разновидностей, осуществляет также стажировку специалистов по освоению методов промышленного производства культуры тканей. Лаборатория оснащена современным оборудованием и считается самой крупной в южном полушарии.

Работа секций была организована так, что она предоставляла возможность для дискуссий, обмена мнениями и личных контактов. Для этого был предусмотрен большой перерыв на обед (по 2 часа), перерыв во время заседаний (по 30 мин), специальное время (по 15 или 30 мин) для общих дискуссий в ходе отдельных симпозиумов, а заканчивались заседания довольно рано (в 17 ч 30 мин).

В обеденное время было организовано чтение одночасовых научных лекций: Роль систематической ботаники в тропиках (P. Raven, США), Аспекты ботаники в Китае (Pei-Sung Tang, КНР), «Домашний» бюджет растений (J. Pate, Австралия), Карл Линней — второй Адам — и наименование организмов (W. Stearn, Великобритания), Взаимодействие ультрафиолетового и видимого света в контроле развития растений (H. Mohr, ФРГ), Функции транспорта ионов у растений (E. MacRobbie, Великобритания), Свидетельства растений о вымирании динозавров (L. Hickey, США), Демография растений и их частей (J. Harper, Великобритания), Возможности и пределы генетики в биотехнологии (K. Esser, ФРГ), Два столетия эвкалиптов (L. Pryor, Австралия), Севооборот на землях около приливов (M. Doty, США), Развитие биологии воспроизведения (H. Linskens, Нидерланды), Новые представления о местах действия растительных гормонов (H. Kende, США), Структура генов в ядрах сои (K. Marcker, США).

В лекции H. Mohr рассматривалось взаимодействие двух нефотосинтетических фоторецепторов — фитохрома и рецептора синего цвета, участвующих в регуляции синтеза антоцианов. Показано, что для разных растений значение этих рецепторов неодинаково. Сделан вывод, что растения адаптировались к тем световым условиям, в которых они эволюционировали.

Названия прочитанных лекций не всегда академические, иногда слишком интригующие, так как они рассчитаны на широкую аудиторию. Главное назначение этих лекций — сближение научных интересов специалистов различного профиля и ознакомление ботаников с новейшими достижениями физиологии и генетики растений.

Участникам Конгресса было показано много научно-популярных фильмов об отдельных биологических объектах и процессах их жизнедеятельности, о природе Австралии, а также о жизни и культуре австралийских аборигенов. Яркое впечатление произвел 59-минутный цветной фильм об Австралии «Удивительная и разнообразная флора», созданный в связи с подготовкой к Конгрессу по заказу Австралийской Академии наук и Национальной научно-исследовательской организации CSIRO.

Особые заседания были посвящены просмотру с пояснениями научных биологических фильмов, основанных на микросъемке анатомических и внутриклеточных объектов (T. Hard, I. Gottingen, ФРГ).

Специально для юношества были организованы научные секции с чтением лекций крупными специалистами из Австралии и Великобритании: Пыльца, растения и люди (R. Кнох, Австралия), Ботанические результаты путешествия капитана Кука на «Endeavour» (W. Stearn, Великобритания), Ученый за летней работой на острове Маккуори (P. Selkirk, Австралия), Как растения завоевывают сушу (J. Raven, Великобритания), Природа — жестокая в борьбе (J. Harper, Великобритания), Сельское хозяйство как производитель заменителей нефти (P. Rogers, Австралия).

В дни работы Конгресса состоялось 16 однодневных экскурсий по Сиднею и окрестностям — в национальные парки (Королевский, Голубые горы и др.), на побережье океана, в места исторического и научного значения, Королевские ботанические сады и Коала-парк. В некоторых из этих экскурсий приняли участие советские ученые. Кроме того, П. И. Лапин совершил однодневную поездку в Канберру для ознакомления с Национальным ботаническим садом.

Королевские ботанические сады в Сиднее — самое старое ботаническое учреждение в Австралии, организованное в 1816 г. на полуострове в центральной части города, на месте основания в 1788 г. первой английской колонии на континенте. Современная площадь садов — около 30 га. Сады открыты для бесплатного посещения в светлое время суток (до захода солнца). Они удачно спланированы, содержат большое разнообразие деревьев и кустарников, в частности более 90 видов пальм. Особые экспозиции представляют суккуленты и пищевые растения. В оранжерее выращиваются редкие тропические растения: некоторые орхидные, папоротники, пальмы и др. Оранжерея построена в виде высокой трехгранной пирамиды из частично отражающего солнечный свет стекла.

В состав Королевских ботанических садов входит Национальный гербарий штата Новый Южный Уэльс. Основную часть коллекций (60%) составляют австралийские растения. На их основе изучается систематика отдельных таксонов: семейств *Myrtaceae* и *Casuarinaceae*, трибы *Cypereae*, родов *Acacia*, *Stipa* и др. Наряду с этим выполняются фитоценологические и экологические исследования. Гербарий осуществляет также «Службу флоры» — ежемесячно выдает около 1 тыс. справок по идентификации названий, особенностям распространения, экологии и прикладному значению отдельных видов растений.

Королевский национальный парк находится в 36 км к югу от Сиднея. Он организован в 1879 г. и считается старейшим в мире после Йеллоустонского. В парке местами распространены теплоумеренный дождевой лес, а по ущельям — субтропический дождевой лес. В субтропическом дождевом лесу (гора Кiera) климат безморозный. Деревья достигают 40 м высоты. Древостой многопородного состава, без четко выраженной ярусности, с обилием лиан и эпифитных цветковых растений и разнообразными папоротниками в наземном покрове. Некоторые крупные деревья (*Ficus macrophylla*) имеют стволы с контрфорсами и доско-видными корнями. Теплоумеренный дождевой лес по сравнению с субтропическим дождевым менее пышный и может быть охарактеризован как нотофильный (псевдолиственный) лиановый.

Для Королевского национального парка, как и для некоторых других мест близ Сиднея, весьма характерны кустарниковые пустоши. Они распространены на открытых увалах и плоских участках рельефа с бедными почвами, отличающимися низкой водоудерживающей способностью. Преобладают заросли кустарников около 2 м высотой, образованные жестколистными, нередко колючими растениями: виды рода *Acacia* (*Mimosaceae*), различные бобовые с корневыми клубеньками, содержащими фиксирующую атмосферный азот бактерию *Rhizobium*, представители сем. *Proteaceae* с «протеоидными» корнями, микориза которых повышает усвояемость фосфора из почв, и др.

Кустарниковые сообщества местных пустошей отличаются приспособленностью к воздействию палов. Для многих видов пал способствует высыпанию семян из соплодий: виды родов *Banksia*, *Hackea*, *Petrophile* — семейство протейных, *Casuarina* — семейство казуариновых. Некоторые растения выработали способность возобновляться порослью из «древоклубней» (lignotubers) в случае сгорания наземных побегов: *Banksia* (Proteaceae), *Eucalyptus*, *Angophora* (Myrtaceae), *Xanthorrhoea* (Xanthorrhoeaceae), многие виды *Epacridaceae*. Акация и виды бобовых возобновляются после пожаров за счет почвенного запаса семян, снабженных твердой и толстой оболочкой.

В 16 км севернее Сиднея находится морской заказник Лонг Риф. В нем сохраняются морские водоросли и животные: моллюски, ракообразные, рыбы и птицы. Этот заказник представляет научный интерес для альгологов и гидробиологов.

Заключительное пленарное заседание Конгресса было проведено в здании Сиднейской ратуши (муниципалитета). На нем объявлено о присуждении Р. Williams (штат Висконсин, США) за исследование болезней зерновых культур медали имени Эриксона, утвержденной в 1951 г.

Конгресс одобрил предложение Отделения ботаники и микологии IUBS провести XIV Международный ботанический конгресс в 1987 г. в Западном Берлине (по приглашению Немецкого ботанического общества).

После дискуссии Конгресс принял с поправками по некоторым вопросам решение, разработанное Резолюционным комитетом Конгресса.³

Принято следующее:

1. Одобрены решения Номенклатурной секции по изменению некоторых статей Международного кодекса ботанической номенклатуры.

2. Поддержано мнение о целесообразности сохранить Отделение ботаники и микологии в случае реорганизации IUBS.

3. Признано целесообразным расширение научных контактов между учеными различных стран.

4. Решено просить IUBS организовать составление по единой программе карты растительности земного шара с использованием наблюдений Земли с искусственных спутников.

5. В области охраны растительного мира и окружающей среды предложено следующее: создание глобальной сети из заповедников девственного тропического леса, проведение биологических исследований по 10-летней программе «Декада тропиков» и по экосистемам средиземноморского типа, осуществление мероприятий по охране дождевых лесов, проведение Всемирной декады биосферы (1982—1992 гг.) для повышения экологической культуры населения. Кроме того, принято обращение к правительствам стран и агентствам ООН поощрять таксономические исследования растений, создавать особо охраняемые территории и ботанические сады, вводить законодательство по охране генофонда флоры и способствовать осведомлению населения о важности растений для человеческой культуры и экологического развития.

Конгресс принял приветствие академику А. Л. Тахтаджяну — президенту предыдущего Конгресса, состоявшегося в Ленинграде в 1975 г.

В заключение пленарного заседания Ж. Ваггау (Франция) прочел лекцию «Растения и человек на пороге XXI столетия».

Ниже приводится Резолюция XIII Международного ботанического конгресса.

РЕЗОЛЮЦИИ XIII МЕЖДУНАРОДНОГО БОТАНИЧЕСКОГО КОНГРЕССА

(Сидней, Австралия, 21—28 VIII 1981)

Следующие резолюции были получены Комитетом резолюций, рекомендовавшим Конгрессу принять их на последнем пленарном заседании.

1. У т в е р д и т ь решения Номенклатурной секции, касающиеся Международного кодекса ботанической номенклатуры; утвердить членов Номенклатурных комитетов, предложенных секцией 17—21 VIII 1981.

2. По рекомендации специального Ревизионного комитета (the Ad Hoc Committee of Review) Международного союза биологических наук (IUBS) с ч и т а т ь:

а) несоответствующей роль ботанического научного сообщества в выборе представителей в Исполнительный комитет МСБН;

б) фактическое отсутствие четко определенных функций для Отделения ботаники и микологии основной причиной неkoordinированной деятельности научного сообщества Отделения и Исполнительного комитета МСБН.

³ В работе Резолюционного комитета участвовал М. Х. Чайлахян.

Решено просить МСБН: а) сохранить существующее Отделение ботаники и микологии при любой реорганизации МСБН; воздерживаться от создания нового Отделения, пока не будут разрешены противоречия между существующими Отделениями; в) признать за председателем Отделения ботаники и микологии право решающего голоса в Исполнительном комитете МСБН; г) передать Совету Отделения финансовые полномочия по Отделению ботаники и микологии.

3. Р е з о л ю ц и я по нераспространению ограничений на ботанические экспедиции и сборы.

В связи с важностью обмена информацией между учеными для прогресса науки и необходимостью свободы передвижения ученых для обмена идеями, что неоднократно отмечалось Международным советом научных союзов (ICSU) и было ратифицировано странами — членами Совета, а также учитывая, что а) получение научной информации посредством личных контактов ученых и путем непосредственного наблюдения над организмами в их естественных местообитаниях (что требует поездок ботаников в «полевые районы» зарубежных стран) является важным для развития ботанической науки; б) и в связи с тем, что такие поездки не всегда разрешаются, XIII Международный ботанический конгресс постановляет:

1) поездки ботаников в зарубежные страны для изучения, наблюдения и сбора произрастающих там растений, а также для консультаций с местными ботаниками считать важнейшей частью принципа свободного обмена научной информацией;

2) хотя страны имеют право регулировать сбор и вывоз образцов и вводить ограничения на передвижение по стране, это не должно мешать обмену научной информацией;

3) ученые обязаны соблюдать местные правила и подписания, касающиеся регулирования сборов материала и вывоза образцов, и им следует по мере возможности производить такие сборы и последующее их изучение в сотрудничестве с местными учеными;

4) обязать МСБН вручить эту резолюцию Международному совету научных союзов для дальнейшей передачи ее органам ООН и всем странам — членам организации.

Предложено 25 членами.

4. Р е з о л ю ц и я о создании глобальной сети заповедников девственных тропических лесов.

XIII МБК с беспокойством отмечает быструю интенсификацию коммерческой эксплуатации девственных тропических лесов во всем мире. Учитывая исключительное видовое богатство многих из них, в высшей степени специфические условия для их воспроизводства, уникальные и сложнейшие биологические внутренние взаимоотношения составляющих их видов, а также в связи с отсутствием четких рекомендаций по долговременному и продуктивному сохранению и использованию этих лесов срочно просить МСБН изыскать пути и средства для создания сети заповедников строгого режима диких тропических лесов, каждый из которых занимал бы соответствующую площадь и представлял все важнейшие типы сообществ, что необходимо как в целях исследования, так и для сохранности генетического фонда.

Предложено 25 членами.

5. Р е з о л ю ц и я по созданию программы «Декада тропиков» (Decade of the Tropics).

Неоднократно документально подтверждалось разрушение флоры и фауны тропиков в результате все усиливающихся популяционных стрессов и индустриального и сельскохозяйственного освоения тропических районов. Несмотря на значительное видовое разнообразие растительного и животного мира тропиков по сравнению с районами умеренного климата, изученность этих видов крайне мала. В настоящее время только немногие из видов названы и лишь некоторые из них изучены с точки зрения их биохимии, генетики или потенциальной экономической значимости. Тропики тем не менее служат источником многих экономически ценных и незаменимых естественных продуктов — от древесины до соединений фармацевтического значения. Вполне возможно, что к концу нашего столетия многие из видов могут исчезнуть с лица земли, лишив человечество потенциально полезных продуктов, как и возможности исследовать процессы и структуры, которые, возможно, нигде больше не существуют. Совершенно необходимо направить усилия на изучение этих видов, а также приостановить их исчезновение. В настоящее время существует несколько международных, национальных и частных проектов по изучению тропических ценозов, таких, например, как проект «Человек и биосфера» под покровительством ООН. Подобные инициативы должны поощряться, о них должно сообщать, так же как и о плохом состоянии тропических ценозов.

В соответствии с вышеизложенным XIII МБК постановляет:

1) рекомендовать МСБН рассмотреть вопрос о принятии программы с целью распространения информации о проблемах, связанных с разрушением тропических ценозов, а также

о поощрении исследований в тропиках отдельными учеными, группами ученых и национальными учреждениями. Программа должна называться «Декада тропиков»;

2) рекомендовать МСБН информировать Международный совет научных союзов о принятии программы «Декада тропиков» для передачи решения в ООН для получения возможно более широкой его поддержки.

Предложено 25 членами.

6. Мы, участники XIII Международного ботанического конгресса, выражаем сожаление по поводу отсутствия на Конгрессе Президента XII МБК академика А. Л. Тахтаджяна. Мы шлем ему наши добрые пожелания и надеемся на дальнейшее его участие в нашей деятельности.

Предложено 25 членами.

8. Р е з о л ю ц и я п о С р е д и з е м н о м о р с к и м э к о с и с т е м а м .

XIII Международный ботанический конгресс обращается к правительствам и ученым всех стран мира, находящихся в зоне средиземноморского климата, чтобы они поощряли экологические (особенно экосистемные и экофизиологические) исследования, служащие базой для сохранения экосистем умеренной зоны, которым угрожает исчезновение, как было признано Международным союзом охраны природы (International Union for the Conservation of Nature) в выработанной им «Стратегии охраны мира» (принятой во многих странах в начале 1981 г.).

Предложено симпозиумом 6.02.

9. С беспокойством отмечая быстрое разрушение естественной растительности во многих частях нашей планеты часто до того, как было проведено необходимое ботаническое исследование,

— сознавая фундаментальное значение растений для выживания других живых существ и поддержания плодородия почв,

— признавая возможную потенциальную ценность многих растений, еще не названных или даже не известных науке,

XIII Международный ботанический конгресс настаивает на продолжении и расширении правительствами и соответствующими органами ООН содействия

— ботаническим и таксономическим исследованиям, ведущим к углублению знаний о флоре мира;

— организации заповедников, включающих всю региональную флору;

— введению соответствующего охранного законодательства для сохранения флоры;

— общественным и частным организациям, таким как Международный союз охраны природы, Всемирный фонд дикой природы (World Wildlife Fund), ботанические сады, общества охраны природы и другим подразделениям, занимающимся охраной флоры;

— общественному просвещению и пропаганде значения растений для культурного и экономического развития человечества.

Предложено симпозиумом 12.12.

11. Р е з о л ю ц и я п о г л о б а л ь н о м у к а р т и р о в а н и ю р а с т и т е л ь н о с т и З е м л и .

XIII Международный ботанический конгресс считает, что: 1) впервые проводимое глобальное картирование существующего растительного покрова Земли с помощью прямого наблюдения с орбитальных спутников будет иметь значительную ценность; 2) необходимо просить Комитет Отделения ботаники и микологии МСБН организовать глобальное картирование растительности Земли с тем, чтобы более аргументированно определить объекты с точки зрения потенциальных проблем и их возможного решения и далее организовать специальный симпозиум, задачей которого было бы оценить имеющиеся научные и технические ресурсы.

Предложено Конференцией по глобальному картированию растительного мира.

12. Р е з о л ю ц и я п о д о ж д е в ы м л е с а м .

Учитывая значение для человека дождевых лесов как ценного источника полезных растений, как средства охраны водных ресурсов и др.,

— помня о том, что дождевые леса исчезают с лица земли со скоростью 70 га/день (т. е. ежегодно исчезает участок, по площади равный Великобритании),

— сознавая, что 2 млн. из вероятных 5 млн. биологических видов Земли находятся на грани исчезновения из-за гибели дождевых лесов,

XIII Международный ботанический конгресс призывает правительства мира считать охрану дождевых лесов первойшей национальной задачей.

Предложено симпозиумом 6.09.

Последний параграф этой резолюции не был рекомендован для принятия Комитетом резолюции по тем же причинам, которые относятся и к резолюциям 13 и 14.

Комментарии Комитета по резолюции к резолюциям 13 и 14 и к последнему параграфу резолюции 12. Комитет считает, что Конгресс может соответствующим образом поддержать вопрос об охране природы мира (как указано в резолюциях 5 и 11), однако в целом он не является достаточно компетентным, чтобы поддержать резолюцию о специальной охране. Комитет предлагает адресовать эти резолюции в Отделение ботаники и микологии МСБН для представления в соответствующую организацию.

13. Рекомендовать секретариату Департамента по окружающей среде правительства Индии (Нью Дели) следующее:

Комитету по выработке регламента, придерживаясь стратегии Национальной охраны в Индии, считать делом первостепенной срочности осуществление программы немедленного исследования и принятия мер по охране единственного сохранившегося на п-ове Индостан тропического вечнозеленого дождевого леса в Долине Молчания (Silent Valley) в Западных Гатах. Указанный древнейший участок леса представляет собой большую биологическую ценность, так как сохранился в своем первоначальном виде из-за труднодоступности. В настоящее время этот лес находится под угрозой исчезновения.

Предложено симпозиумом 6.09.

14. Рекомендовать секретариату по программе Национальной охраны природы Австралии следующее:

В связи с программой национальной охраны природы Австралии Комиссии по выработке регламента считать первой задачей, кроме мероприятий по охране влажных дождевых лесов, принять меры по охране и определить стратегию исследования сохранившихся естественных участков сухих сезонных типов тропического леса, известных под названием «муссонный лес», «древесные заросли мягких пород», «араукариевые лиановые заросли», «полуечнозеленые лиановые заросли», или «полулистопадные лиановые заросли». Рекомендация сделана в связи с тем, что эти леса очень древние и представляют большую биологическую ценность, а также в связи с постоянной угрозой их исчезновения при современных методах освоения земель.

Предложено симпозиумом 6.09.

15. Учитывая, что всевозможные экологические катастрофы угрожают будущему человечества и природы, симпозиум «Растения и будущее нашей окружающей среды» XIII Международного ботанического конгресса постановил: следует расширять и активизировать просвещение людей во всем мире в области познания окружающей среды и способствовать увеличению их заботы обо всем живом в мире, необходимо провозгласить всемирную «Декаду по биосфере» (1982—1992 гг.) и всячески ее поддерживать.

Предложено 25 членами.

Резолюции 7 и 10, полученные Комитетом по резолюциям, по различным причинам, объясненным ниже, не были приняты в качестве резолюций Конгресса.

7. Должна быть организована отдельная Секция этноботаники и экономической ботаники. Секция Прикладной ботаники слишком велика.

Предложено симпозиумом 12.05.

Комментарий Комитета по резолюции: данное предложение будет передано в качестве пожелания организаторам XIII МБК, непосредственно ответственным за решение таких вопросов.

10. В связи с непрекращающимся необратимым уничтожением невозполнимых ресурсов генофонда, а также сознавая, что причиной этой опасности являются растущие потребности населения Земли в еде, топливе, волокнах и полезных ископаемых, XIII Международный ботанический конгресс убедительно призывает политических и религиозных деятелей всех стран сделать все возможное, чтобы снизить рост народонаселения до нуля.

Предложено симпозиумом 12.12.

Комментарий Комитета по резолюции: несмотря на признание важности поднятого вопроса, Комитет не считает эту резолюцию компетенцией Конгресса.

П. И. Лапин, Л. И. Малышев, К. М. Сытник, М. Х. Чайлахян.

Главный ботанический сад АН СССР,

Получено 27 XII 1981.

Москва,

Центральный сибирский ботанический сад СО АН СССР,

Новосибирск,

Институт ботаники им. Н. Г. Холодного АН УССР,

Киев,

Институт физиологии растений АН СССР,

Москва.

ВО ВСЕСОЮЗНОМ БОТАНИЧЕСКОМ ОБЩЕСТВЕ

УДК 002.704.31 : 006.3 (47+57) 58 (208) (075) : 581.14

ОБСУЖДЕНИЕ УЧЕБНИКА А. Е. ВАСИЛЬЕВА, Н. С. ВОРОНИНА,
А. Г. ЕЛЕНЕВСКОГО, Т. И. СЕРЕБРЯКОВОЙ «БОТАНИКА.
АНАТОМИЯ И МОРФОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ»
В НАУЧНО-ПЕДАГОГИЧЕСКОЙ СЕКЦИИ ВБО

A. P. BELAVSKAYA. THE DISCUSSION ON THE TEXTBOOK «BOTANY. ANATOMY AND MORPHOLOGY OF PLANTS» BY A. E. VASSILYEV, N. S. VORONIN, A. G. ELENEVSKY, T. I. SEREBRYAKOVA AT THE SESSION OF THE SCIENTIFIC-PEDAGOGICAL SECTION OF THE ALL-UNION BOTANICAL SOCIETY

25 XI 1980 на заседании Научно-педагогической секции Всесоюзного ботанического общества состоялось обсуждение нового учебного пособия для студентов-биологов педагогических институтов «Ботаника. Анатомия и морфология растений» А. Е. Васильева, Н. С. Воронина, А. Г. Еленевской и Т. И. Серебряковой. В дискуссии приняли участие многие видные ботаники Ленинграда и сами авторы.

Наиболее полный обзор новой книги сделала В. К. Василевская (Ленинградский государственный университет, ЛГУ). Она рассказала об обсуждении этой книги на кафедре высших растений биолого-почвенного факультета ЛГУ. Прежде всего этот учебник радует новым подходом к подаче материала: структура и развитие растения, его морфология и анатомия представлены в единстве, как это давали когда-то в своем курсе В. Л. Комаров и его ученики, в частности О. Н. Радкевич. К числу упущений, по мнению В. К. Василевской, можно отнести отсутствие во «Введении» таких имен, как А. Н. Бекетов, Н. И. Вавилов и других корифеев нашей ботанической науки.

Перейдя затем к разбору отдельных глав, В. К. Василевская отметила, что глава I «Клетка» написана очень удачно, можно сказать, даже безукоризненно. По главе II «Основные направления морфологической эволюции растений. Эволюционное возникновение вегетативных органов и тканей» можно сделать два основных замечания: 1) в начале главы следовало бы дать «филогенетическое древо» растений по А. Л. Тахтаджяну, 2) некоторые вопросы (образование почек, явления полярности и симметрии) несколько упрощены; к тому же их надо бы рассматривать позднее. В главе III «Ткани» не совсем удачно дана классификация тканей, у В. Л. Комарова она сделана лучше. Глава IV «Семя. Зародыш и проросток» в целом написана хорошо, если не считать малопонятного противопоставления «открытой» системы растений («закрытой» животных (с. 138). В главе V «Корень и корневые системы» хотелось бы несколько изменить порядок изложения, а именно вначале дать морфологию корня, а потом уже его анатомию. Упущено описание выделительной функции корня. Встречаются отдельные неточности в подписях к рисункам (с. 167 и др.). Глава VI «Побег и система побегов» является большой удачей авторов. К мелким недочетам надо отнести отдельные неточности текста (например, в разделе о прокамбии и пр.), а также неверное утверждение, что в листе обычно нет камбия (с. 248). Пожалуй, не стоило бы выделять описание гетеростилии в отдельный параграф. Глава VII «Экологические группы и жизненные формы растений» написана вполне удовлетворительно, хотя частных замечаний можно было бы сделать по ней довольно много. Так, например, недостаточно оттенено различие среднеазиатских пустынь СССР и пустынь тропических областей; болотные растения названы ошибочно ксероморфными олиготрофами, т. е. ксерофитами (с. 335); мало приведено примеров растений, произрастающих в СССР, нечетко описаны особенности трав, в частности отсутствие почек возобновления у однолетников (с. 359), и т. д.

В заключение Василевская выразила сожаление, что в конце книги отсутствует указатель названий растений на русском и латинском языках.

Е. А. Кондратьева-Мельвиль (ЛГУ) присоединилась к положительной оценке учебника, отметив, что он хорошо построен и богато иллюстрирован. Насыщенность книги фактическим

материалом связана, конечно, с тем, что сами авторы проводят исследования в соответствующих областях ботаники. В следующем издании этого учебника она посоветовала авторам дать вначале общую характеристику объекта исследования, т. е. растения. Далее она указала, что авторы иногда смешивают понятия «онтогенез» и «развитие»; не совсем удачно главу «Корень. . .» предпосылать главе «Побег. . .».

В. В. Аникиев (Ленинградский государственный педагогический институт им. А. И. Герцена, ЛГПИ) отметил несомненные достоинства нового учебного пособия. По его мнению, наиболее удачно написана глава «Клетка», хотя А. Е. Васильев и злоупотребляет новыми научными терминами, не всегда давая при этом их расшифровку. Аникиев выразил весьма важное общее пожелание, чтобы учебники обсуждались еще в рукописи, а не после их выхода в свет. Рецензии на книгу, полученные издательством, зачастую даже не доходят до авторов.

Достоинства нового учебника отметила и В. В. Письякуова (ЛГПИ). Особенно ценно то, что авторам удалось сохранить традиционный «комаровский» метод подачи материала. Далее она разобрала отдельные недочеты этого большого труда: понятие о клетке лучше давать на примере низших растений; не совсем четко освещены отдельные положения в разделе «Размножение», в частности вопрос о бесполом размножении; нет четкой классификации типов плодов и т. д. Язык учебника в общем хороший, хотя авторы подчас грешат чрезмерным употреблением иностранных терминов, имеющих хорошие эквиваленты в русском языке.

По мнению Л. К. Шабес (ЛГПИ) и И. Н. Дроздовой (ЛГПИ), этот учебник — лучший из всех существующих. Они сделали ряд методических замечаний (нечетко дано определение меристемы и показана связь гаметофита со спорофитом, слишком краток и не всегда соответствует программе раздел о тканях и т. п.).

Л. А. Кузнецов (ЛГПИ) посвятил свое выступление главным образом разбору главы об экологических группах и жизненных формах. Говоря об экологических группах, авторы, по его мнению, в основном останавливаются на ксерофитах и гидрофитах, почти не уделяя внимания мезофитам и даже такой своеобразной группе, как галофиты. В учебнике вообще, к сожалению, отсутствует четкое определение жизненной формы (экобиоморфы), в результате чего авторы выдают за жизненные формы такие группы растений, как суккуленты, эпифиты и пр. Нужно дать определенное представление о жизненной форме как о результате приспособления к среде обитания и совокупному действию всех экологических факторов и кратко изложить классификацию жизненных форм И. Г. Серебрякова, приведя лишь типы и классы жизненных форм. Вероятно, нет смысла рассматривать особо известную классификацию Раункиера, так как хотя она и является классификацией биоэкологических групп растений, построенной на основе совокупного действия факторов, однако в ней учитывается лишь периодическое их действие. Далее Кузнецов посоветовал авторам при переиздании учебника обратить внимание на соответствие текста и рисунков, так как иногда попадаются рисунки, не подкрепленные текстом (рис. 180—182, 259 и др.).

На вопросах последовательности изложения отдельных тем и употреблении иностранных терминов остановилась М. М. Лодкина (Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, БИН). Описание семени, по ее мнению, не стоило бы отрывать от описания плода. Такие термины, как тераты, метаморфозы и другие, следует употреблять более осторожно.

Очень высокую оценку дал учебнику Э. С. Терехин (БИН). Положительным он считает и тот факт, что в учебнике затронуты дискуссионные вопросы, например вопрос о том, встречаются ли среди цветковых растений сапрофиты. Мелкие недочеты: не совсем ясно изложены некоторые вопросы, в частности о подземном и надземном прорастании. Он также отметил, что учебники надо детально обсуждать еще в рукописи, до их издания.

Помимо устных отзывов, в адрес Научно-педагогической секции ВБО поступила фототелеграмма — отзыв на данный учебник от биолого-географического факультета Свердловского государственного университета за подписью заведующего кафедрой ботаники Г. И. Паршис. Учебнику дана самая высокая оценка, отмечено, что в нем удачно сочетаются высокий научный уровень и доступность изложения.

В заключение дискуссии было предоставлено слово авторам, которые тепло поблагодарили всех выступавших за плодотворное обсуждение их труда. Н. С. Воронин подчеркнул, что для учебника отбирали в основном такой материал, который окажется полезным для студентов и на полевой практике. Т. И. Серебрякова отстаивала логичность выделения глав «Семя. . .» и «Плод. . .», а также самостоятельность главы об экологических группах и жизненных формах.

Закрывая заседание, председатель Научно-педагогической секции ВБО Л. А. Кузнецов отметил, что опубликованный учебник весьма полезен и нужен. По его предложению собравшиеся единогласно приняли следующую резолюцию: 1) рекомендовать учебник к переизданию,

2) просить издательство «Просвещение» увеличить при переиздании тираж и выпустить его под двумя грифами — для университетов и педвузов, 3) просить авторов при переиздании учебника учесть все высказанные замечания.

А. П. Белаяская.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 7 V 1981.

УДК 002.704.31 : 006.3 (47+57) 58 (208) (571.6/64)

ПРИМОРСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ ВСЕСОЮЗНОГО БОТАНИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА (ПО ВБО) В 1981 г.

V. P. S E L E D E T S. THE PRIMORSKY BRANCH OF THE ALL-UNION BOTANICAL SOCIETY
DURING 1981

Основной формой работы ПО ВБО являются общие собрания, на которых заслушиваются и обсуждаются доклады по важнейшим, как правило, завершенным темам и разделам научно-исследовательской работы лабораторий и институтов Дальневосточного научного центра (ДВНЦ) АН СССР, ведомственных институтов, лабораторий и кафедр высших учебных заведений Приморского края, обсуждаются итоги работы ПО ВБО и принимаются планы на будущее. В 1981 г. было проведено восемь общих собраний, на которых было заслушано 23 доклада.

На первом общем собрании ПО ВБО в начале первого года 11-й пятилетки с программным докладом выступил председатель ПО ВБО профессор С. С. Харкевич. Он проанализировал итоги работы ПО ВБО и изложил перспективы его дальнейшей деятельности в свете проекта «Основных направлений экономического и социального развития СССР на 1981—1985 годы и на период до 1990 года». Докладчик подробно остановился на тех разделах проекта, которые непосредственно касаются ботаников, особенно на разделе IX «Охрана природы». На советском Дальнем Востоке (СДВ) имеются 11 заповедников, два из них — Дальневосточный государственный морской заповедник и заповедник «Остров Врангеля» — созданы за годы существования ДВНЦ АН СССР и при его активном участии. Однако сеть заповедников остается редкой, заповедники размещены крайне неравномерно. Необходимо организовать новые заповедники и национальные парки: Сахалинский, Кунаширский, Магаданский, Корякский (гора Ледяная), Джугджурский (гора Топко), Селетканский Джукский (залив Николая), Шаманский (оз. Кизи). В Приморском крае имеется 5 заповедников. Необходимо организовать еще 4 заповедника или национальных парка: 1) на Хоро-Бикинском водоразделе, 2) Ханкайский (для охраны 50 видов редких и исчезающих растений СДВ, в том числе лотоса Комарова), 3) Партизанская долина, 4) на крайнем юге Хасанского р-на, 5) на горе Криничной (желательно организовать национальный парк). Харкевич внес предложения по проекту «Основных направлений экономического и социального развития СССР на 1981—1985 годы и на период до 1990 года». Предложения были единогласно одобрены общим собранием ПО ВБО.

Доклад Б. С. Петропавловского «Корреляционная эколого-фитоценологическая карта мира (принципы составления и перспективы использования)» — один из важнейших результатов пятилетней научной работы, которая была частью международной программы «Человек и биосфера». В качестве основной предпосылки было принято положение, что растительность является лучшим индикатором состояния окружающей среды и что растительные сообщества необходимо картографировать с учетом тех факторов, которые определяют их структуру и продуктивность. Исследование потребовало разработки специальной методики, основанной на широком применении ЭВМ. Установлено, что на границах между типами растительности эколого-фитоценологическая обстановка наиболее напряженная, там индикаторная ценность растительности выше и именно там в первую очередь необходимо создавать станции глобального мониторинга состояния окружающей среды. Составленная докладчиком карта растительности является прогнозной. Она показывает высокую степень соответствия результатов моделирования действительно существующему растительному покрову.

Доклады ботаников из г. Магадана М. Т. Мазуренко и А. П. Хохрякова содержали итоги ботанических исследований Института биологических проблем Севера (ИБПС) ДВНЦ

АН СССР. В докладе Мазуренко «Активный и пассивный пути адаптации растений к экстремальным условиям Северо-Востока СССР» рассматривалась роль активных приспособительных процессов в эволюции. Один из основных путей адаптогенеза растений — изменение жизненной формы, которое в экстремальных условиях сопровождается усилением ростовых процессов. Изменение формы роста особенно часто наблюдается на границах ареала вида. Доклад Хохрякова «Состояние и задачи флористических исследований в Магаданской области» — это по существу отчет о результатах десятилетней работы созданного и бессменно возглавляемого докладчиком коллектива ботаников ИБПС. За эти годы изучена флора почти всей территории Магаданской обл., собран гербарий из 50 000 листов, описано около 50 новых для науки видов и подвидов растений, изучено 30 конкретных флор, выявлены многочисленные реликтовые виды растений (арктические ксерофиты — виды реликтовых степей, арктотретичные и арктоальпийские реликты), а также многочисленные эндемичные виды. А. Н. Беркутенко рассказала об изучении флоры крестоцветных Магаданской обл.

В докладе «Некоторые проблемы теории эволюции органического мира» А. П. Хохряков осветил современное состояние господствующей в настоящее время синтетической теории эволюции и остановился на некоторых нерешенных вопросах; он изложил результаты собственных исследований в этой области.

В докладе «Проблема зональности растительного покрова Дальнего Востока» А. Г. Крылов показал, что проблемы ботанической географии не только не утрачивают своего значения, но становятся особенно актуальными в связи с освоением зоны Байкало-Амурской ж.-д. магистрали и всего СДВ. Он осветил разные подходы и традиции при решении проблемы ботанико-географической зональности, особо отметил зональность растительного покрова СДВ.

На мемориальных чтениях, посвященных памяти Б. П. Колесникова, с докладами и воспоминаниями выступили Ю. И. Манько, В. А. Розенберг, Г. Э. Куренцова, Л. Н. Васильева, А. Г. Крылов, В. Г. Рейфман, З. М. Азбукина, И. М. Пастухова. Они рассказали о жизни и научной деятельности Колесникова, показали значение его научного вклада в развитие ботанической науки не только на СДВ, но и во всей нашей стране и за рубежом. Общее собрание ПО ВБО постановило ежегодно проводить мемориальные чтения, посвященные памяти Колесникова, а также ходатайствовать об установлении мемориальной доски на доме, где он жил и работал.

На одном из общих собраний ПО ВБО И. А. Грудзинская рассказала о природе Кубы, ее флоре и растительности, о многолетнем опыте совместной работы с кубинскими ботаниками. Доклад Л. Е. Родина «Новые данные о продуктивности Земли» — очерк истории и современного состояния исследований по биопродуктивности в глобальном масштабе. Показан вклад русских и советских исследователей в этот раздел ботанической науки.

В. Н. Ворошилов изложил теоретические проблемы, возникшие при работе над «Определителем растений советского Дальнего Востока», и рассказал о структуре, композиции, объеме и содержании этой книги.

На общем собрании ПО ВБО, посвященном 75-летию со дня рождения и 50-летию ботанической деятельности заслуженного ветерана ДВНЦ АН СССР Д. П. Воробьева, с докладами выступили Н. С. Пробатова («Творческий путь Д. П. Воробьева») и П. Г. Горовой («Флористические исследования Д. П. Воробьева»). Докладчики, а также выступавшие с приветствиями представители различных научно-исследовательских и учебных институтов, ученики Воробьева осветили основные этапы жизненного пути и научного творчества ботаника-дальневосточника, показали его роль в развитии науки и подготовке научных кадров. На том же общем собрании ПО ВБО С. С. Иконников в докладе «Принципы и методы подготовки „Флоры европейской части СССР“» изложил требования, предъявляемые к издаваемой «Флоре», историю работы с изданиями такого типа, теоретические концепции, нашедшие воплощение в этом коллективном труде, рассказал об объеме и содержании, особенностях этого издания.

В составе ПО ВБО имеются секции, находящиеся в г. Владивостоке (палеоботаники, филологи, флоры и растительности, интродукции растений и растительных ресурсов) и в г. Артеме (секция лекарственных растений). На заседаниях секций обсуждались доклады на темы, соответствующие специализации секций.

В настоящее время ПО ВБО насчитывает 158 членов, в 1981 г. принято 6 человек. Издательская деятельность осуществляется согласно планам соответствующих ботанических научных подразделений. Члены ПО ВБО провели большую работу по распространению среди населения общебиологических, ботанических и экологических знаний: прочитали 121 лекцию, опубликовали 29 научно-популярных статей в журналах и газетах, а также

листовки, буклеты и плакаты, осуществили 14 выступлений по телевидению и радио. Члены ПО ВБО организовали Народный университет охраны природы (ректор Б. С. Петропавловский) и Приморский краевой киноуниверситет «Рациональное природопользование» (ректор Б. В. Поярков).

Члены ПО ВБО принимали участие в постоянной природоохранной рубрике «Лотос» краевой газеты «Красное знамя», активно участвовали в подготовке и проведении выставки «Охрана окружающей среды-81», в семинарах и совещаниях преподавателей биологии и географии, в многочисленных природоохранных мероприятиях, организованных совместно с Педагогическим обществом СССР и Всероссийским обществом охраны природы, проводили консультации по вопросам озеленения населенных пунктов и охраны растительного мира, также принимали непосредственное участие в охране ботанических объектов и в озеленении населенных пунктов и промышленных предприятий. Оказана помощь в организации Камчатского отделения ВБО (31 член, председатель А. И. Науменко).

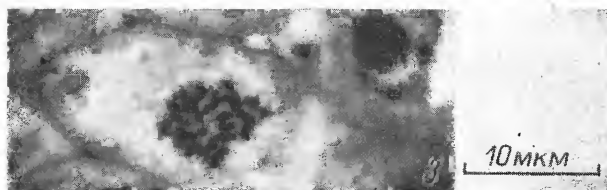
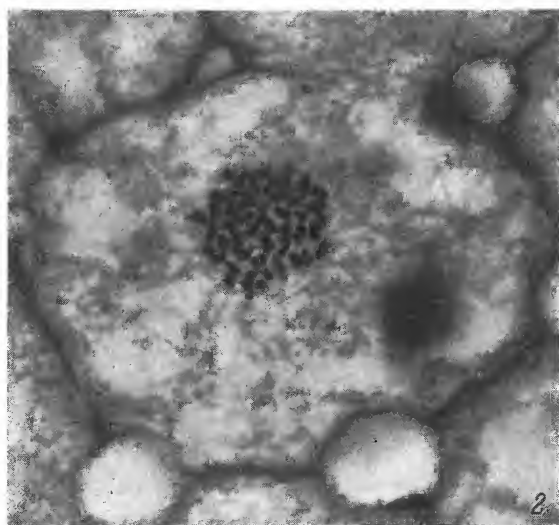
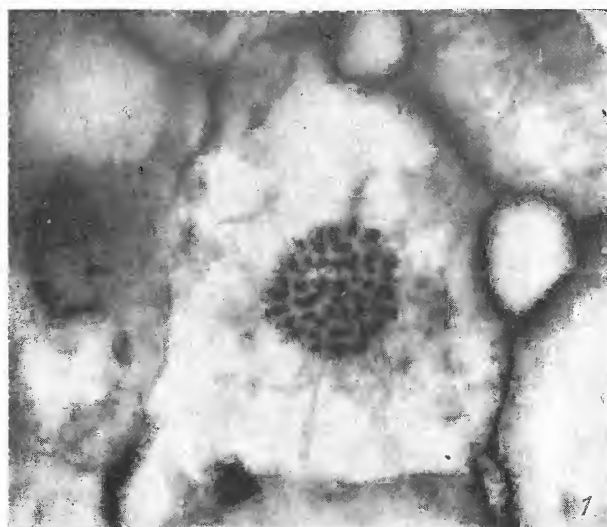
ПО ВБО приняло активное участие в организации и проведении традиционных ежегодных Комаровских чтений, на которых были заслушаны три доклада: «Анализ флоры сосудистых растений дубовых лесов южного Сихотэ-Алиня» (В. П. Верховат, А. Г. Крылов), «Орестовия и происхождение наземных растений» (В. А. Красилов) и «Растительность Чукотки во время Казанцевского потепления по палинологическим данным» (Н. Б. Верховская).

Кратко обобщая основные итоги работы ПО ВБО в 1981 г., следует отметить, что первый год 11-й пятилетки ознаменовался значительными успехами ботаников Приморья в развитии ботанической науки, в укреплении ее связи с практикой, в усилении пропаганды ленинского отношения к природе.

В. П. Селедец.

Тихоокеанский институт географии
ДВНЦ АН СССР.
Владивосток.

Получено 8 VII 1981.



Метафазные пластинки *Urtica dioica*.

1 — тетраплоидный набор хромосом; 2 — тетраплоидный набор хромосом, в центре пластинки видна хромосома с темным тяжем, напоминающим спутничную нить; 3 — диплоидный набор хромосом.

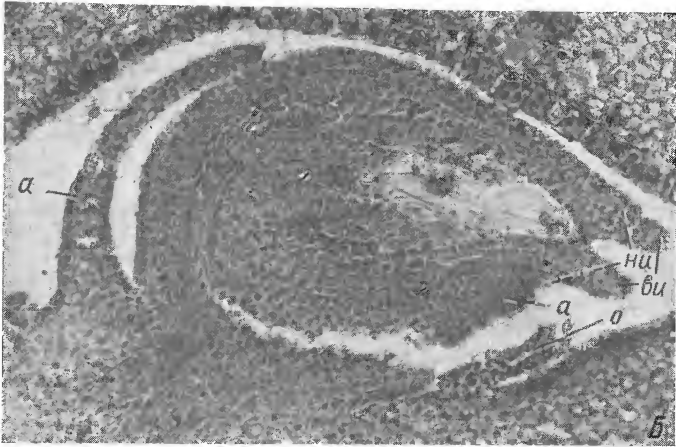
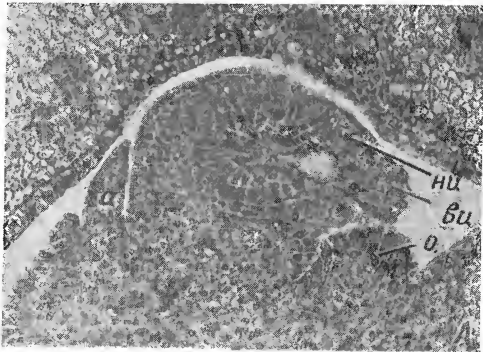


Рис. 1.

Продольные срезы семяпочек *Asphodeline lutea* на стадии 4-ядерного зародышевого мешка (А) и на стадии зрелого зародышевого мешка (Б).

ни — наружный интегумент, ви — внутренний интегумент, а — ариллус, о — обтуратор.

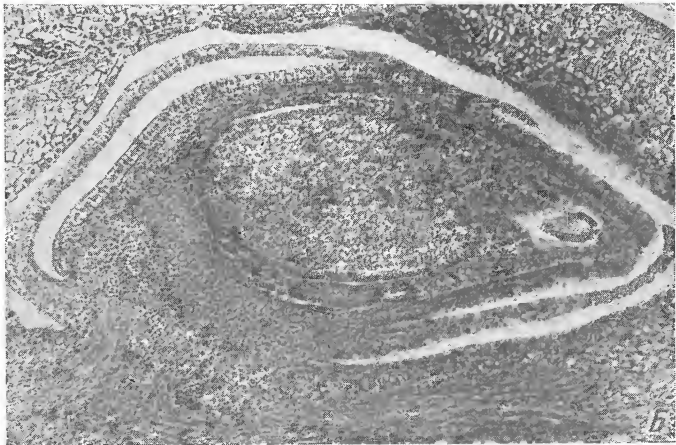
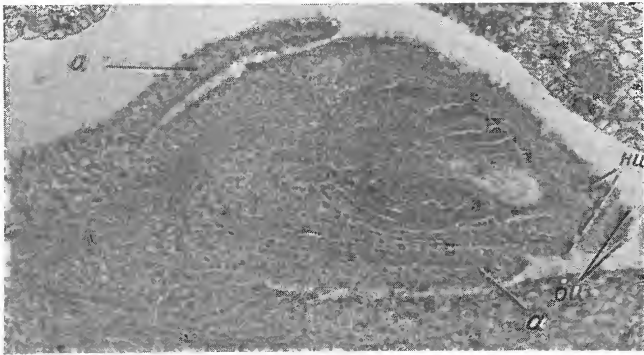


Рис. 2.

Продольные срезы семяпочек *A. taurica* на стадии зрелого зародышевого мешка (А) и после оплодотворения (Б).

Обозначения те же, что на рис. 1.

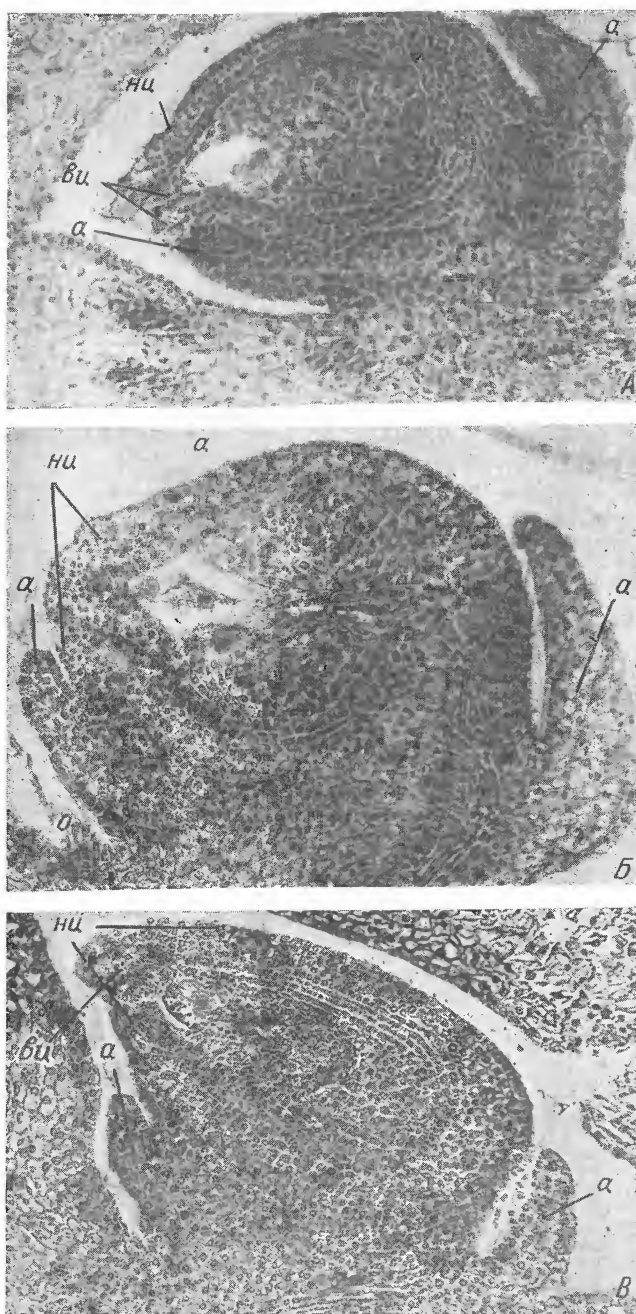


Рис. 4. Продольные срезы семяпочек *Eremurus humalai-*
cus (А), *E. tauricus* (Б), *E. robustus* (В) на стадии зрелого
зародышевого мешка.

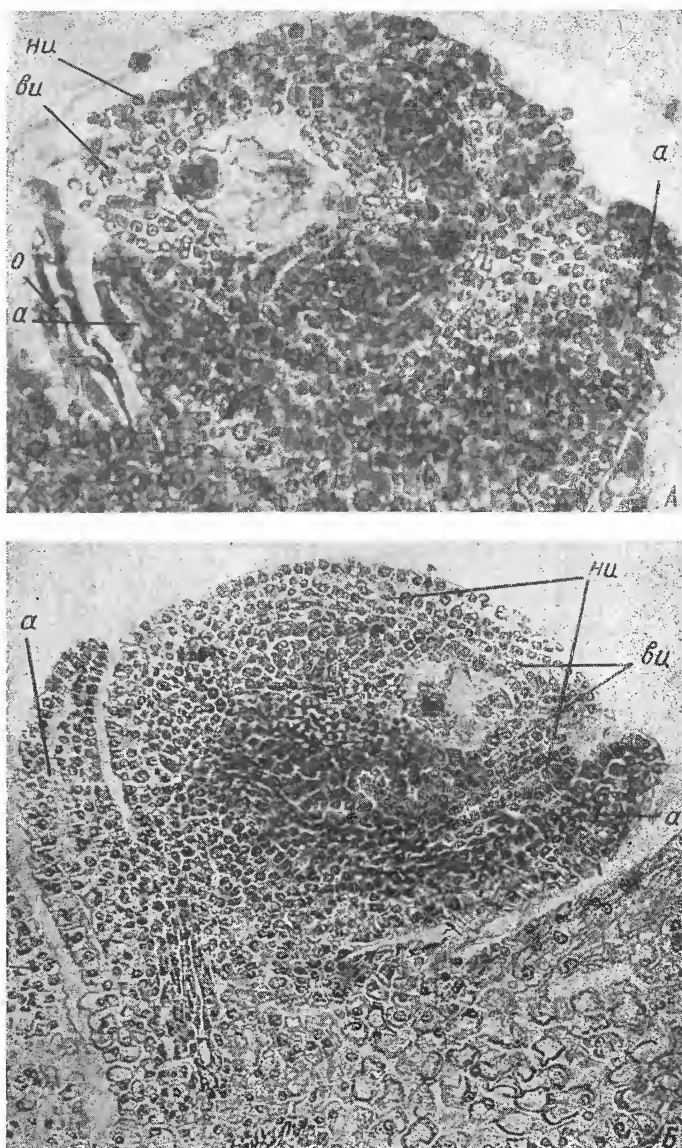


Рис. 5. Продольные срезы семяпочек *Knirophia uvaria* (А) и *Knirophia* sp. (Б) на стадии зрелого зародышевого мешка.

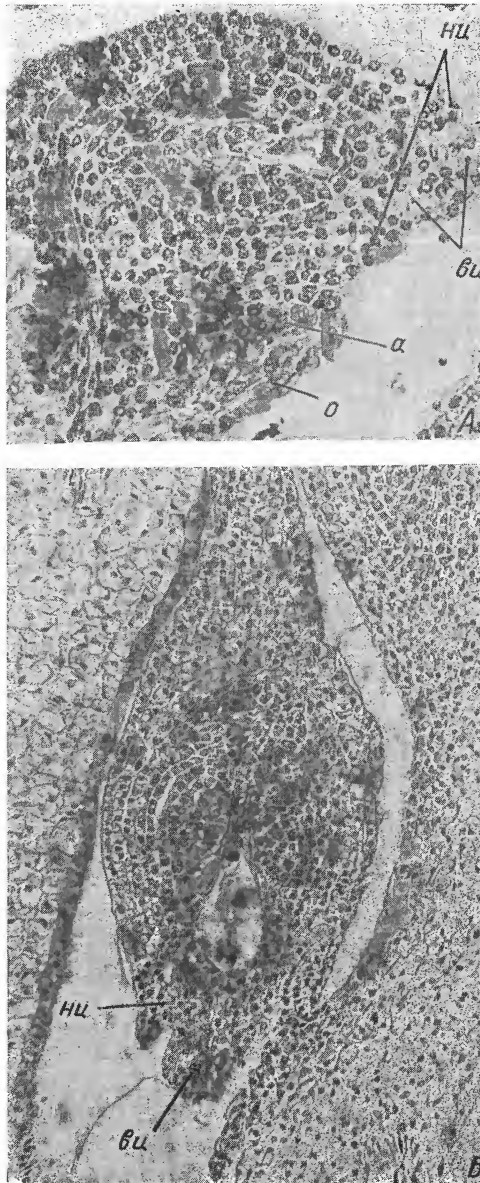


Рис. 7. Продольные срезы семяпочки *Aloe delavayi* (А) и *Hosta sieboldiana* (Б) на стадии зрелого зародышевого мешка.

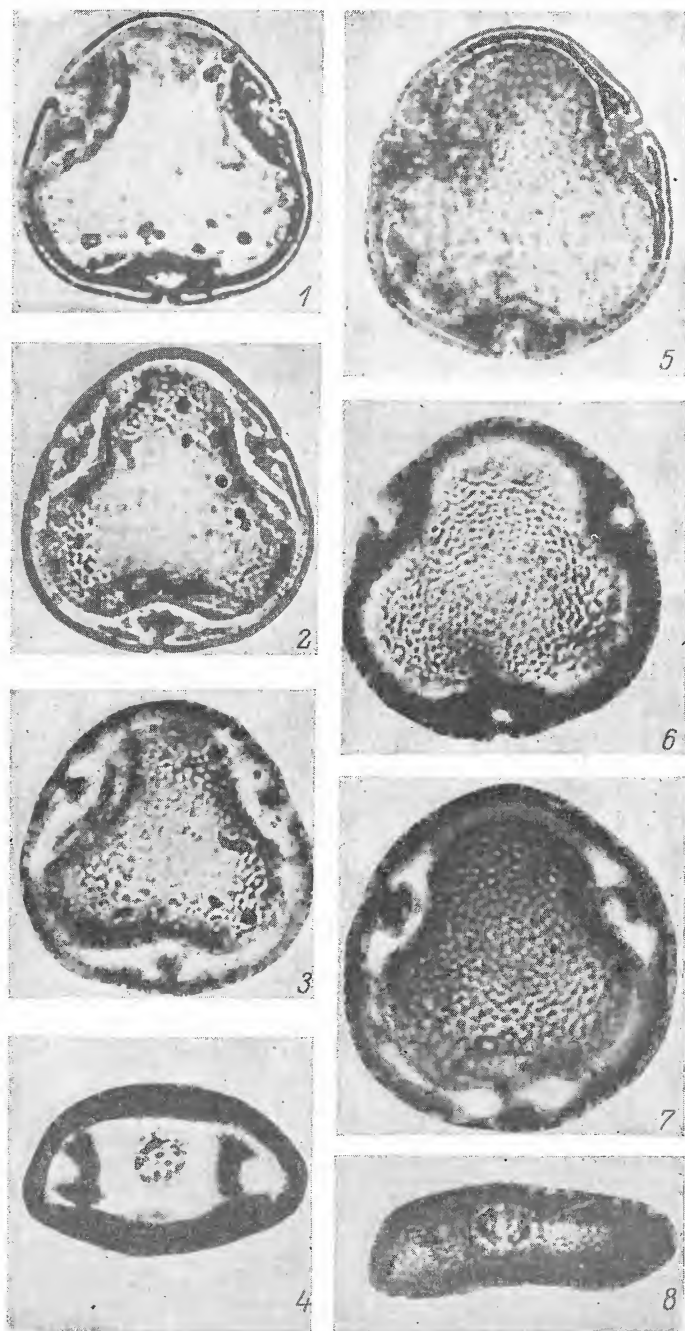


Рис. 2. Современная и ископаемая пыльца *Tilia tomentosa*, $\times 900$.

1—4 — современная пыльца. Препарат: Молдавия, Каларашский р-н, 1966, Постолаке (LE) (1—3 — полярная проекция пыльцевого зерна при различных положениях тубуса микроскопа — контур и скульптура спородермы; 4 — экваториальная проекция пыльцевого зерна и апертура); 5—8 — ископаемая пыльца. Препарат: р. Малая Коша, Калининская обл., обр. 17, глубина взятия 0.4 м (палеонтологическая зона M_6) (LECB).

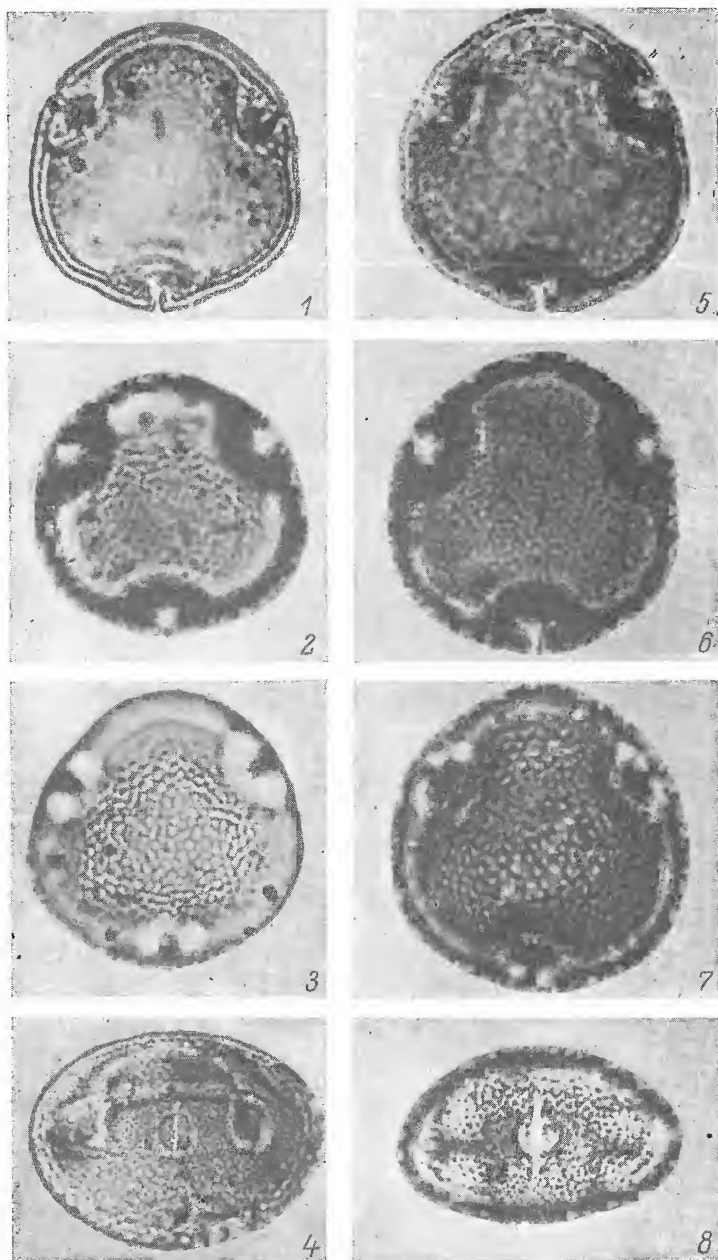


Рис. 3. Современная и ископаемая пыльца *Tilia cordifolia* (*T. platyphyllos*).

1—4 — современная пыльца. Препарат: Бахмут, Каларашский р-н, 1958, Андреев (ЛБ) (1—3 — полярная проекция пыльцевого зерна при различных положениях тубуса микроскопа — контур и скульптура спородермы; 4 — экваториальная проекция пыльцевого зерна и апертура); 5—8 — то же, что на рис. 2.

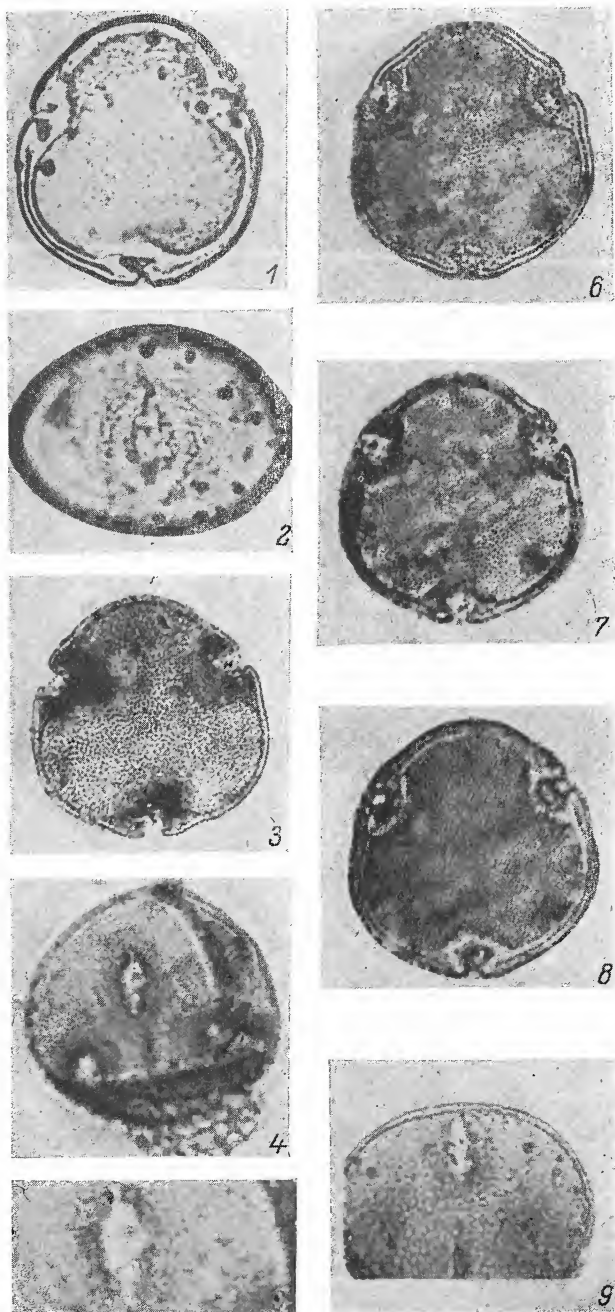


Рис. 4. Современная и ископаемая пыльца *Tilia cordata*, $\times 900$.

1—2 — современная пыльца. Препарат: Прибалтика, Эстония, гербарий ТГУ, коллектор неизвестен (ЛЕСВ) (1 — полярная проекция и скульптура спородермы пыльцевого зерна, 2 — экваториальная проекция и апертюра пыльцевого зерна); 3—5 — современная пыльца. Препарат: Урал, Кыштымский завод, 1940, Игошина (ЛЕ) (3 — полярная проекция пыльцевого зерна, 4 — экваториальная проекция и апертюра пыльцевого зерна, 5 — апертюра, $\times 1800$); 6—9 — ископаемая пыльца. Препарат: р. Малая Коса, Калининская обл., обр. 9, гл. взяты 1.20 м (палинологическая зона M_5) (ЛЕСВ).

CONTENTS

	Page
N. N. Tsvelev, E. S. Neskryabina, E. V. Pechenyuk. Some results of the floristic studies in the Khopersk state reservation	713
I. T. Vassilchenko. On the origin of the flora of the Middle Asia	722
G. G. Oganezova. On the anatomical structure of seed and fruit of some <i>Liliaceae</i> in connection with the systematics of the family. II. <i>Scilloideae</i>	729
Yu. V. Titov. Experiments on the transplantation of plants into meadow phytocoenoses	743
I. N. Safronova. On the vegetational cover of the Ustyurt Plateau	753
V. G. Karmanov, E. V. Solovjev, G. A. Odumanova-Dunaeva. Studies on the relationship between photosynthesis and root respiration in <i>Perilla ocymoides</i> (<i>Labiatae</i>).	761
COMMUNICATIONS	771
M. Ya. Shkolnik, L. N. Alysheva. The influence of high concentrations of chromium, nickel and boron upon the content of flavonols in the leaves of <i>Lycopersicon esculentum</i> (<i>Solanaceae</i>). (771). — B. A. Yurtsev, P. G. Zhukova. Chromosome numbers of some plants of the northeastern Yakutia (the drainage of the Indigirka River in its middle reaches). (778). — D. V. Geltman. On the chromosome numbers of <i>Urtica dioica</i> s. l. (<i>Urticaceae</i>) (on the basis of the material from the middle zone of the European part of the USSR). (788). — E. I. Vysotskaya. The results of the caryological study of leafy mosses from the Mountain Altai. (793). — G. A. Komar. On the type of the ovule in some representatives of the subfamily <i>Asphodeloideae</i> (<i>Liliaceae</i>). (800). — T. I. Kasartseva. Fossil and recent pollen of the three species of <i>Tilia</i> (<i>Tiliaceae</i>). (805). — B. L. Butkute, A. V. Konarev. Studies of the seed proteins in the genera <i>Lolium</i> and <i>Festuca</i> (<i>Poaceae</i>) in connection with their phylogeny. (812). — Yu. N. Prokudin, V. I. Shatrovskaya, V. Ya. Volina. Flowering of the species of <i>Poa</i> , <i>Alopecurus</i> and <i>Piptatherum</i> (<i>Poaceae</i>). (819). — N. V. Blagoveshchenskaya. A contribution to the history of the vegetational cover of the Ulyanovsk Prevolzhye in the Holocene. (826). — A. V. Dombrovskaya. On the chemical properties in <i>Stereocaulon arcticum</i> (<i>Stereocaulaceae</i>). (833). — B. Sh. Sherbaev. On the area of <i>Salsola chiwensis</i> (<i>Chenopodiaceae</i>). (837).	
FLORISTIC FINDINGS	839
A. Sh. Ibragimov, G. M. Mamedov, B. Sh. Ibragimov. New species of the genus <i>Rosa</i> (<i>Rosaceae</i>) in the flora of the Nakhichevan ASSR. (839). — A. M. Geldikhanov. <i>Tordylium</i> (<i>Apiaceae</i>) — a new genus in the flora of the Middle Asia. (840).	
PROTECTION OF THE PLANT WORLD	842
Yu. R. Shelyag-Sosonko, Ya. P. Didukh, N. P. Zhizhin. Elementary flora and the problem of species protection. (842).	
CRITICS AND BIBLIOGRAPHY	853
E. L. Kordyum. (<i>A review</i>). Comparative embryology of flowering plants. 1981. (853).	
CHRONICLE	855
K. A. Sobolevskaya, V. P. Sedelnikov. The All-Union symposium «Protection of the genofund of the natural flora». (Novosibirsk, 14—16 X 1980). (855). — P. I. Lapin, L. I. Malyshev, K. M. Sytnik, M. Kh. Chailakhyan. XIII International Botanical Congress (Sydney, Australia, 24—28 August 1981). (857).	
IN THE ALL-UNION BOTANICAL SOCIETY	868
A. P. Belavskaya. The discussion on the textbook «Botany. Anatomy and morphology of plants» by A. E. Vassilyev, N. S. Voronin, A. G. Elenevsky, T. I. Serebryakova at the session of the Scientific-pedagogical section of the All-Union Botanical Society. (868). — V. P. Seledets. The Primorsky branch of the All-Union Botanical Society during 1981. (870).	

СО Д Е Р Ж А Н И Е

	Стр.
Н. Н. Цвелев, Е. С. Нескрябина, Е. В. Печенок. Некоторые итоги флористических исследований в Хоперском государственном заповеднике	713
И. Т. Васильченко. О происхождении флоры Средней Азии	722
Г. Г. Оганезова. Об анатомической структуре плода и семени некоторых <i>Liliaceae</i> в связи с систематикой семейства. II. <i>Scilloideae</i>	729
Ю. В. Титов. Опыты с трансплантацией растений в луговые фитоценозы	743
И. Н. Сафронова. О растительном покрове плато Устюрт	753
В. Г. Карманов, Е. В. Соловьев, Г. А. Одуманова-Дунаева. Исследование взаимосвязи фотосинтеза и дыхания корней у <i>Perilla ocymoides</i> (<i>Labiatae</i>)	761
СООБЩЕНИЯ	771
М. Я. Школьник, Л. Н. Абышева. Действие высоких концентраций хрома, никеля и бора на содержание флавонолов в листьях <i>Lycopersicon esculentum</i> (<i>Solanaceae</i>). (771). — Б. А. Юрцев, П. Г. Жукова. Хромосомные числа некоторых растений Северо-Восточной Якутии (бассейн среднего течения реки Индигирки). (778). — Д. В. Гельтман. О числах хромосом <i>Urtica dioica</i> s. l. (<i>Urticaceae</i>) (на материале из средней полосы европейской части СССР). (788). — Е. И. Высоцкая. Результаты кариологического исследования лиственных мхов с Горного Алтая. (793). — Г. А. Комар. О типе семяпочки некоторых представителей подсемейства <i>Asphodeloideae</i> (<i>Liliaceae</i>). (800). — Т. И. Казарцева. Ископаемая и современная пыльца трех видов рода <i>Tilia</i> (<i>Tiliaceae</i>). (805). — Б. Л. Буткоте, А. В. Конарев. Исследование белков семян родов <i>Lolium</i> и <i>Festuca</i> (<i>Poaceae</i>) в связи с их филогенией. (812). — Ю. Н. Прокудин, В. И. Шатровская, В. Я. Волина. Цветение видов <i>Poa</i> , <i>Alopecurus</i> и <i>Piptatherum</i> (<i>Poaceae</i>). (819). — Н. В. Благовецкая. К истории растительного покрова Ульяновского Предволжья в голоцене. (826). — А. В. Домбровская. О химических признаках у <i>Stereocaulon arcticum</i> (<i>Stereocaulaceae</i>). (833). — Б. Ш. Шербаев. Об ареале <i>Salsola chiwensis</i> (<i>Chenopodiaceae</i>). (837).	
ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ	839
А. Ш. Ибрагимов, Г. М. Мамедов, Б. Ш. Ибрагимов. Новые виды рода <i>Rosa</i> (<i>Rosaceae</i>) во флоре Нахичеванской АССР. (839). — А. М. Гельдиханов. <i>Tordylium</i> (<i>Apiaceae</i>) — новый род для флоры Средней Азии. (840).	
ОХРАНА РАСТИТЕЛЬНОГО МИРА	842
Ю. Р. Шеляг-Сосонко, Я. П. Дилух, Н. П. Жижин. Элементарная флора и проблема охраны видов. (842).	
КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ	853
Е. Л. Кордюм. (Рецензия). Сравнительная эмбриология цветковых. 1981. (853).	
ХРОНИКА	855
К. А. Соболевская, В. П. Седельников. Всесоюзный симпозиум «Охрана генофонда природной флоры» (Новосибирск, 14—16 X 1980). (855). — П. И. Ланин, Л. И. Мальшев, К. М. Сытник, М. Х. Чайлахян. XIII Международный ботанический конгресс (Сидней, Австралия, 21—28 VIII 1981). (857).	
ВО ВСЕСОЮЗНОМ БОТАНИЧЕСКОМ ОБЩЕСТВЕ	868
А. П. Белавская. Обсуждение учебника А. Е. Васильева, Н. С. Воронина, А. Г. Еленевского, Т. И. Серебряковой «Ботаника. Анатомия и морфология растений» в Научно-педагогической секции ВБО. (868). — В. П. Селедец. Приморское отделение Всесоюзного ботанического общества (ПО ВБО) в 1981 г. (870).	